

Renato Soares Armelin

As dinâmicas de *Schefflera angustissima* (March.) Frodin
(Araliaceae) e de *Andira anthelmia* (Vell.) March. (Fabaceae)
na reserva de Morro Grande, São Paulo.

São Paulo

- 2005 -

Renato Soares Armelin

As dinâmicas de *Schefflera angustissima* (March.) Frodin
(Araliaceae) e de *Andira anthelmia* (Vell.) March. (Fabaceae)
na reserva de Morro Grande, São Paulo.

Tese apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São
Paulo, para a obtenção de Título de
Doutor em Ciências, na Área de
ECOLOGIA.

Orientador: Prof. Dr. Waldir Mantovani

São Paulo

- 2005 -

Ficha Catalográfica

Armelin Soares, Renato.

As dinâmicas de *Schefflera angustissima* (March.)
Frodin (Araliaceae) e de *Andira anthelmia* (Vell.) March.
(Fabaceae) na reserva de Morro Grande, São Paulo.

212 páginas

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da
Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia.

1. Dinâmica de populações 2. Risco de extinção
3. Floresta Ombrofila Densa Atlântica

Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências.
Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof. Dr. Waldir Mantovani
Orientador

Dedicatória

A todos aqueles que, de uma forma ou de outra, se dedicam à proteção da Natureza.

Epígrafe

“A ciência exercita a capacidade, não o saber. – O valor de praticar com rigor, por algum tempo, uma *ciência rigorosa* não está propriamente em seus resultados: pois eles sempre serão uma gota ínfima, ante o mar das coisas dignas de saber. Mas isso produz um aumento de energia, de capacidade dedutiva, de tenacidade; aprende-se a *alcançar um fim de modo pertinente*. Nesse sentido é valioso, em vista de tudo o que se fará depois, ter sido homem de ciência”.

F. Nietzsche, *Humano, demasiado humano*

(tradução de Paulo César de Souza, *Cia. das Letras*)

Agradecimentos

Ao Prof. Dr. *Waldir Mantovani*, meu orientador, pela amizade e por ter me dado a oportunidade de conceber e desenvolver este projeto.

Ao pesquisador *Eduardo L. M. Catharino*, pelo incentivo e pela ajuda em campo, especialmente na identificação das árvores adultas.

À equipe da SABESP responsável pelo Sistema Produtor do Alto Cotia, na pessoa de seu gerente, *José Roberto Nali*, pelo apoio logístico e pela amizade.

Foram muitas as pessoas, biólogos ou não, que me auxiliaram nos trabalhos em campo. Elejo aqui três dos amigos que estiveram mais presentes nestes momentos, *Renata B. M. de Faria*, *Thomaz M. de Toledo* e *João Carlos M. T. Micheletti Neto*, sem, contudo, esquecer os demais, aos quais sou também imensamente grato.

Aos meus professores Dra *Silvana Buzato*, Dr *Jean Paul Metzger* e Dr *Sérgio T. Meirelles* que, sempre muito atenciosos, contribuíram com suas sugestões e críticas.

Aos meus pais, *Donaldo Armelin* e *Jenny S. Armelin*, pelo apoio, inclusive financeiro, sem o qual não teria sido possível me dedicar a este projeto.

À FAPESP, pela bolsa de doutorado que me concedeu, a qual também foi essencial nesse sentido.

Ao meu colega de pós-graduação, *Alexandre C. Martensen*, pelas críticas, sugestões e conversas enriquecedoras que tivemos nestes últimos anos.

Por fim, agradeço aos técnicos do Departamento de Ecologia, *Paulo César Fernandes* e *Maurício Perine*, pelo apoio, amizade e profissionalismo.

Índice

Dedicatória	pg. iv
Epígrafe	pg. v
Agradecimentos	pg. vi

RESUMO	pg. 1
ABSTRACT	pg. 2
INTRODUÇÃO	pg. 3
ÁREA DE ESTUDO	pg. 6
ESPÉCIES ESTUDADAS	pg. 8

CAPÍTULO 1: Características das fisionomias estudadas e das estruturas verticais e distribuições espaciais das populações de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*.

RESUMO	pg. 11
ABSTRACT	pg. 12
INTRODUÇÃO	pg. 13
MATERIAIS E MÉTODOS	pg. 17
RESULTADOS	pg. 20
DISCUSSÃO	pg. 31
CONCLUSÕES	pg. 36

CAPÍTULO 2: Os ciclos de vida de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*.

RESUMO	pg. 39
ABSTRACT	pg. 40
INTRODUÇÃO	pg. 41

MATERIAIS E MÉTODOS	pg. 45
RESULTADOS	pg. 51
DISCUSSÃO	pg. 60
CONCLUSÕES	pg. 68

CAPÍTULO 3: Padrões espaciais nas populações de *S. angustissima* e de
A. anthelmia.

RESUMO	pg. 70
ABSTRACT	pg. 71
INTRODUÇÃO	pg. 72
MATERIAIS E MÉTODOS	pg. 75
RESULTADOS	pg. 77
DISCUSSÃO	pg. 88
CONCLUSÕES	pg. 92

CAPÍTULO 4: Regulação dos tamanhos das populações de *S. angustissima* e de
A. anthelmia.

RESUMO	pg. 94
ABSTRACT	pg. 95
INTRODUÇÃO	pg. 96
MATERIAIS E MÉTODOS	pg. 99
RESULTADOS	pg. 104
DISCUSSÃO	pg. 113
CONCLUSÕES	pg. 126

CAPÍTULO 5: Os estádios atuais de desenvolvimento das populações de *S.*
angustissima e de *A. anthelmia*.

RESUMO	pg. 128
ABSTRACT	pg. 129

INTRODUÇÃO	pg. 130
MATERIAIS E MÉTODOS	pg. 133
RESULTADOS	pg. 138
DISCUSSÃO	pg. 153
CONCLUSÕES	pg. 162

CAPÍTULO 6: A importância de fatores estocásticos para as dinâmicas populacionais de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*.

RESUMO	pg. 165
ABSTRACT	pg. 166
INTRODUÇÃO	pg. 167
MATERIAIS E MÉTODOS	pg. 171
RESULTADOS	pg. 177
DISCUSSÃO	pg. 184
CONCLUSÕES	pg. 192

CONSIDERAÇÕES FINAIS	pg. 194
----------------------------	---------

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	pg. 200
----------------------------------	---------

ANEXO	pg. 209
-------------	---------

RESUMO

A dinâmica de populações trata das variações, no tempo e no espaço, das densidades e tamanhos de populações. Estudos sobre a dinâmica de espécies arbóreas tropicais, mais especificamente, só ganharam notoriedade a partir da década de 1970, quando o risco de extinção de espécies de interesse econômico tornou-se premente. Como a destruição dos biomas brasileiros vem sendo progressiva e contínua, uma parcela significativa da diversidade encontra-se sob ameaça de extinção, particularmente na Floresta Ombrófila Densa Atlântica, cujos remanescentes correspondem a menos de 7,5 % de sua cobertura original. Os objetivos deste trabalho são: (1) descrever as dinâmicas populacionais de *Schefflera angustissima* (Araliaceae) e de *Andira anthelmia* (Fabaceae), (2) estabelecer suas relações com o clima e a vegetação e (3) investigar se existe risco de extinção local.

As populações foram amostradas em 4 áreas de 0,25ha, em um remanescente de Floresta Ombrófila Densa Atlântica na região de São Paulo. Investigaram-se as relações de suas estruturas verticais e espaciais com a estrutura e a dinâmica da cobertura da vegetação. Seus ciclos de vida foram estudados e modelados. Foi investigada a influência de processos regulatórios. Suas dinâmicas foram estudadas com base em projeções de modelos matriciais determinísticos e estocásticos ambientais. Os riscos de extinção foram inferidos dos resultados destas projeções.

Áreas com vegetação menos densa e sujeitas a maior influxo de energia luminosa parecem favorecer mais *S. angustissima* do que *A. anthelmia*. Ambas as populações estão sujeitas a processos regulatórios, mas estes pouco influenciam suas dinâmicas atuais. Em geral, *S. angustissima* apresentou desempenho superior ao de *A. anthelmia*. As duas populações mostraram-se sob risco de extinção segundo os modelos determinísticos, mas apenas *A. anthelmia* segundo os modelos estocásticos. Nos dois casos, sobrevivência e crescimento mostraram-se mais importantes do que a fecundidade, e os principais fatores responsáveis por mortes e retardo no crescimento das plantas foram o ataque de lianas lenhosas e a queda de galhos e de árvores mortas.

Foram ainda encontradas evidências da presença de um “gargalo” no ciclo de vida de *A. anthelmia*, onde o crescimento de infantes está sendo tão restringido que estas plantas não estão conseguindo avançar em sua ontogenia. Aparentemente, esse gargalo resulta do ataque de insetos formadores de galhas. Incrementos plausíveis nas taxas de sobrevivência e de crescimento das plantas mostraram-se suficientes para reverter os riscos de extinção.

ABSTRACT

Population dynamics deals with variation in time and space in the density and abundance of populations. The studies about the dynamics of tropical rain forest tree species, in particular, have become popular only about 1970, when the extinction risks for species of economic interest became pressing. Because the Brazilian biomes are being destroyed progressive and continuously, a significant portion of their diversity is threatened, specially in the Atlantic Rain Forest; whose remnants enclose less than 7,5 % of its original cover. The objectives of this thesis are: (1) to describe the population dynamics of *Schefflera angustissima* (Araliaceae) and *Andira anthelmia* (Fabaceae), (2) to expose their relation to the climate and the vegetation and (3) to investigate whether they are under local extinction risks.

The populations were sampled in four 0,25ha areas, within an Atlantic Rain Forest remnant in São Paulo region. The relations between the populations' vertical and spatial structures and the vegetation structure and cover dynamics were investigated. Their life cycles were studied and modeled. The influences of regulatory processes were also investigated. Their dynamics were studied through projections of deterministic and environmental stochastic matrix models. The extinction risks were inferred from these projections' results.

Sites where the vegetation is less dense and subject to a higher influx of luminous energy seem to favor more *S. angustissima* than *A. anthelmia*. Both populations are subject to regulatory processes, but these processes have little influence on their present dynamics. In general, *S. angustissima* showed a higher fitness than *A. anthelmia*. According to the deterministic models, both populations are under extinction risk, though only *A. anthelmia* is, according to the stochastic models. In both populations, survivorship and growth rates were more important than fecundity rates, and the major factors responsible for death and retardation of plants' growth were the woody lianas attack and the fall down of dead trees and branches over the plants.

There are also evidence of a "bottle neck" effect in the *A. anthelmia*'s life cycle, where the infants growth is being so restricted that these plants are not succeeding at advancing along their ontogeny. Apparently, this "bottle neck" effect results from the attack of gall forming insects. Reasonable increments in the plants' survivorship and growth rates are enough to revert the populations' extinction risks.

INTRODUÇÃO

Os estudos sobre biologia de populações desenvolveram-se, até a segunda metade do século XX, essencialmente nas mãos de zoólogos, e preocupavam-se principalmente com o número de organismos e com as conseqüências destes números. Em geral eram estudos demográficos clássicos, focados nas taxas de nascimento, mortalidade, imigração e emigração, e que buscavam estudar processos de colonização, crescimento exponencial e as conseqüências de densidades excessivas. Até então, havia algumas questões metodológicas que dificultavam, e mesmo inviabilizavam, trabalhos deste tipo sobre plantas. A principal delas era sobre o que deveria ser quantificado: genetas, rametas, ramos ou outra unidade modular típica do crescimento de plantas. Apesar de algumas espécies animais organizarem-se de maneira equivalente aos módulos das plantas, como as colônias de himenópteros, por exemplo (deveriam ser contadas as colônias ou os insetos?), suas populações não tinham ainda sido estudadas de forma consistente pelos zoólogos e, portanto, essa questão ainda não havia sido enfrentada (Harper 1977). Os estudos sobre ecologia de plantas, nessa época, direcionavam-se portanto para aspectos da fisiologia, da estrutura e da taxonomia da vegetação, ignorando processos de natureza populacional (Harper & White 1974). Estudos sobre a dinâmica populacional, que diz respeito às variações no tempo e no espaço das densidades e tamanhos das populações (Begon et al. 1996), e que é moldada por estes mesmos processos populacionais, estavam então sendo ignorados no caso de espécies vegetais.

Apesar de alguns trabalhos isolados na primeira metade do século XX (ver Harper 1977), o estudo da ecologia de populações de plantas começou a ganhar identidade própria e independência dos estudos zoológicos apenas no início da década de 1970, quando pesquisadores que estudavam florestas e plantações passaram a se interessar por alguns aspectos quantitativos das dinâmicas que observavam. Chamavam-lhes as atenções questões

como o número de sementes que poderia ser colhido, a quantidade das mesmas que deveria ser semeada, os efeitos dos competidores, das doenças e de predadores (insetos) e também as causas de mortalidade (Silvertown 1987). Desde então, estes estudos se concentraram em espécies agro-florestais, movidos pelos interesses em sua exploração econômica. Mais especificamente, os estudos sobre a dinâmica de espécies arbóreas de florestas tropicais aparentemente só ganharam notoriedade quando o risco de extinção de espécies de interesse econômico tornou-se premente.

Infelizmente, a destruição dos biomas brasileiros vem sendo progressiva e contínua, o que coloca sob ameaça não só este estoque de recursos naturais, mas toda a diversidade nacional. Atualmente, credita-se ao Brasil a maior biodiversidade em plantas vasculares no mundo. Em especial, a Floresta Ombrófila Densa Atlântica brasileira, reduzida a 7,5 % de sua cobertura original, é tida como um dos cinco “hotspots” mundiais mais importantes para conservação, já que possui a quinta maior concentração de espécies endêmicas de plantas vasculares e vem sofrendo uma excepcional perda de habitat (Myers 2000).

Motivados pela necessidade de manutenção de recursos naturais, vários trabalhos vêm sendo realizados nos trópicos. Atualmente, uma parte significativa destes trabalhos tem como objetivo contribuir para propostas de manejo sustentado (Fisch 1999, Kornig & Balslev 1994, Primack & Lee 1991, Primack et al. 1985, Taylor et al. 1996), mas também vêm sendo produzidos trabalhos de enfoque mais teórico (Alvarez-Buylla 1994, Felfili 1995, Horvitz & Scemske 1995, Piñero et al. 1984, Swaine et al. 1987a). Swaine et al. (1987b) revisaram trabalhos realizados nos continentes onde as florestas tropicais são encontradas - América, Ásia e África – e concluíram que os dados são insuficientes para que os processos dinâmicos detectados para algumas espécies, em um determinado lugar, possam ser extrapolados para outras áreas de ocorrência dessas mesmas espécies. Não há indícios bibliográficos de que essa situação tenha se alterado atualmente.

A elaboração de propostas de manejo de populações de espécies arbóreas, seja para recuperação de áreas degradadas, para exploração econômica ou para preservação de espécies sob risco de extinção, depende fundamentalmente de uma grande quantidade de informações sobre a biologia da espécie (Reed et al. 2002) e, mais especificamente, sobre a população foco do estudo. Sendo assim, quanto mais informações forem obtidas sobre a dinâmica populacional e os fatores ambientais que nela interferem, mais precisas serão as inferências sobre as perspectivas futuras desta população, e melhores serão as condições de propor ações de manejo capazes de manipular de forma eficiente estas perspectivas.

No que diz respeito à recuperação de áreas degradadas, um manejo eficiente poderia, por exemplo, manipular as taxas de crescimento populacionais de forma a influenciar a proporção relativa das espécies em uma determinada área. No que se refere à exploração econômica, uma estratégia eficiente de manejo poderia garantir, por exemplo, que a quantidade e a frequência de remoção de madeira não levassem a população explorada a taxas de crescimento negativas, garantindo assim a sustentabilidade do empreendimento. Em relação a espécies sob risco de extinção, um manejo eficiente seria capaz, por exemplo, de influenciar as taxas demográficas de modo a incentivar um crescimento populacional, o que tende a afastar o risco de extinção.

Os objetivos deste trabalho são: (1) descrever as dinâmicas populacionais de *Schefflera angustissima* (March.) Frodin (Araliaceae) e de *Andira anthelmia* (Vell.) March. (Fabaceae), (2) estabelecer suas relações com o clima e a vegetação e (3) investigar se existe risco de extinção local. Para atingir este objetivo o trabalho foi dividido em seis capítulos, cada um com objetivos e propósitos específicos:

O capítulo 1 investiga a frequência de ocorrência de fatores históricos capazes de influenciar as estruturas e as dinâmicas das duas populações, além de eventuais influências que a estrutura da vegetação local e a dinâmica de seu dossel possam estar exercendo sobre

elas. O capítulo 2 descreve, modela e analisa os ciclos de vida *S. angustissima* e de *A. anthelmia*, além de discutir os papéis que suas populações assumem em relação à dinâmica da vegetação local. O capítulo 3 estuda os padrões de dispersão espacial de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*, em busca de indícios de processos ecológicos, particularmente processos regulatórios, que possam estar influenciando suas dinâmicas. O capítulo 4 procura detectar processos regulatórios densidade-dependentes e discute suas importâncias para as dinâmicas populacionais de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*. O capítulo 5 discorre sobre os momentos atuais das populações de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*, suas dinâmicas transientes e eventuais riscos de extinção a elas associados. Havendo risco de extinção, procura ainda diagnosticar suas causas e sugerir medidas para revertê-lo. O capítulo 6 estuda o impacto de fatores estocásticos nas dinâmicas dessas populações, caracteriza suas dinâmicas assintóticas e investiga eventuais riscos de extinção a elas associados. Da mesma forma que no capítulo 5, quando detectado risco de extinção, procura-se diagnosticar suas causas e sugerir medidas para revertê-lo.

ÁREA DE ESTUDO

A Reserva Florestal de Morro Grande (RFMG) localiza-se no município de Cotia (SP), entre 23°39'S - 23°48'S, e 46°47'W - 47°55'W, em altitudes médias superiores a 900m. Sua área é de 10.700ha e inclui uma represa, o reservatório Pedro Beicht. Faz parte da bacia hidrográfica do rio Cotia e é administrada pela SABESP. O clima na região é o tipo Cfa (Köppen 1948), temperado de altitude, com verão quente e úmido e inverno frio e seco. As temperaturas máxima e mínima ao longo do ano variam de 27°C a 11°C, sendo que a média anual é de 18°C. A precipitação total anual média é de 1500mm (Nimer 1989). Durante os

anos de amostragem a temperatura anual local variou entre 30°C e 3°C.

A bacia hidrográfica do rio Cotia corre sobre embasamento cristalino, onde se diferenciam gnaisses e xistos, ocorrendo, ainda, pequenas manchas de rochas sedimentares terciárias e sedimentos aluvionares quaternários. A alteração destas rochas resulta na formação de solos argilosos e micáceos, sendo que os teores de areia e silte variam em consequência de seus teores de quartzo e feldspato. Estas rochas sustentam os relevos de morrotes, no Planalto de Ibiuna; morros e espigões entre o Planalto de Ibiuna e o Planalto Paulistano; e morrotes, morros paralelos, colinas pequenas, rampas pedimentares colinosas e planícies de inundação no Planalto Paulistano. Predomina localmente o Latossolo Vermelho-Amarelo, de textura argilosa, com boas porosidade e permeabilidade (SABESP 1997).

Apesar de se encontrar em uma região classificada como subtropical, a vegetação local é essencialmente composta de espécies tropicais. Estudando a vegetação do Planalto Paulistano e arredores, Aragaki & Mantovani (1998) classificaram a área como sendo de transição florística, onde predomina a Floresta Ombrofila Densa Atlântica, com presença significativa de espécies comuns à Floresta Estacional Semidecidual e, em menor proporção, espécies comuns também à Floresta Ombrofila Mista, como *Araucaria angustifolia* (Bert.) Kuntze, e ao Cerradão. Tal constatação corrobora o que foi descrito para esta região, em um sentido mais amplo, por Hueck (1972). A vegetação apresenta desenvolvimentos primário em alguns trechos e secundário em outros. Distinguem-se normalmente três estratos, podendo ainda ocorrer um quarto, composto por árvores emergentes (Aguilar 1998). São também encontradas variações da estrutura e do porte da vegetação associadas à topografia. Maiores detalhes sobre a RFMG poderão ser encontrados em Metzger et al. (aceito).

DESCRIÇÃO DA ÁREA AMOSTRAL - No estrato herbáceo, que chega a 1m e é bastante esparsa, predominam plântulas e plantas jovens de espécies lenhosas, além de ervas das famílias Poaceae, Marantaceae e, em menor proporção, Cyperaceae. No estrato arbustivo, que varia de

1 a 4 metros de altura, dominam espécies de Rubiaceae. A submata encontra-se entre 4 a 7 metros de altura, predominam jovens de árvores do dossel ou de emergentes que ainda não se desenvolveram plenamente. No dossel, que varia de 7 a 11 metros de altura, estão os mais altos exemplares de *A. anthelmia*. Árvores emergentes chegam a atingir 20 metros de altura, sendo algumas delas espécimes de *S. angustissima*. O solo é coberto por uma fina camada de liter (1 a 2cm), que eventualmente o deixa exposto. Não há variações acentuadas de declividade entre as áreas amostradas, sendo que as mesmas são essencialmente planas.

As populações foram amostradas em quatro áreas. Na área 1 a vegetação é mais densa e seus estratos mais homogêneos do que nas demais áreas. A área 2 possui vegetação um pouco mais esparsa, um dossel mais alto e quase não há árvores de tronco múltiplo. Na área 3, em alguns trechos, um estrato arbustivo alto se une a uma submata de baixa estatura. Em sua porção noroeste o dossel é mais aberto, pois são poucas as árvores de grande porte. Na área 4 observa-se a maior heterogeneidade na distribuição dos estratos da vegetação.

ESPÉCIES ESTUDADAS

Schefflera angustissima – árvore de 10 a 20 metros de altura; folhas compostas, digitadas, alternas; inflorescências racemosas ascendentes. Fruto tipo drupa (Lorenzi 1998). Floresce em setembro e frutifica de dezembro a janeiro em São Paulo (Hoehne et al. 1941).

Andira anthelmia – árvore de 14 a 18 metros de altura (Lorenzi 1998); folhas compostas, imparipinadas, alternas; com inflorescências paniculadas terminais; frutos do tipo drupa (Custódio Filho & Mantovani 1986). Floresce de setembro a novembro e frutifica de abril a maio em São Paulo (Hoehne et al. 1941).

Estas espécies foram escolhidas por serem abundantes na área de estudo e por

apresentarem características ecológicas distintas, especialmente em relação a seus graus de tolerância à sombra. Segundo observações de campo, *S. angustissima* parece ter baixa tolerância à sombra. Já *A. anthelmia*, que segundo Lorenzi (1998) é uma espécie heliófila, mostrou-se, em campo, mais tolerante à sombra. As duas espécies também apresentam estratégias reprodutivas distintas. *Andira anthelmia* apresenta reprodução sazonal (Hoehne et al. 1941) e descontínua ao longo dos anos. Quando fértil, produz uma quantidade relativamente pequena de propágulos de grande porte (Lorenzi 1998). Já *S. angustissima*, de acordo com o que se observou em campo produz, anualmente, uma grande quantidade de propágulos de pequeno porte.

AMOSTRAGEM - Em dezembro de 1999 foram estabelecidas quatro parcelas de 50x50m em quatro áreas de fitofisionomias semelhantes e distantes entre si de 200 a 800m. Em cada uma delas foram marcados, medidos e mapeados todos os indivíduos com alturas superiores a 50cm. As alturas máximas de plantas com mais de 3 metros foram inferidas com ajuda de um telêmetro. As parcelas foram subdivididas em 25 subparcelas, contíguas, de 10x10m, para facilitar o trabalho de campo. As plantas foram recenseadas anualmente até dezembro de 2004.

No caso das plantas menores do que 50cm, foram aleatoriamente estabelecidas 50 parcelas de 1m² dentro de cada uma das parcelas de 50x50m, totalizando 200 subparcelas específicas para o estudo de plântulas. Além de recenseadas anualmente, junto com as plantas maiores, as plântulas foram acompanhadas mensalmente, de dezembro de 2001 a dezembro de 2004. Os resultados obtidos dos censos de plântulas foram posteriormente extrapolados para a área correspondente aos censos das plantas.

Durante este estudo foram acompanhados os destinos de 861 indivíduos de *S. angustissima*, sendo que 626 deles eram plantas maiores do que 0,5m, e 172 indivíduos de *A. anthelmia*, dos quais 166 eram plantas maiores do que 0,5m.

CAPÍTULO 1

Características das fisionomias estudadas e das estruturas
verticais e distribuições espaciais das populações de
S. angustissima e de *A. anthelmia*.

RESUMO

Fatores históricos, como de uso e ocupação pretéritos do solo, além da susceptibilidade a distúrbios, sejam naturais ou de origem antrópica, influenciam o desenvolvimento da vegetação e podem ser responsáveis por sua heterogeneidade. Em florestas, a principal consequência da ocorrência de distúrbios, dada a perda de biomassa que provocam, é uma alteração nos padrões de influxo de radiação luminosa. A radiação luminosa é atualmente reconhecida como um fator determinante do desenvolvimento da vegetação em comunidades florestais. Os objetivos deste capítulo são: (1) avaliar a homogeneidade das áreas amostradas quanto à estrutura da vegetação e das populações de *S. angustissima* e *A. anthelmia*, (2) avaliar se a dinâmica do influxo de radiação luminosa é diferente nessas quatro áreas e (3) investigar fatores históricos que possam ter influenciado as estruturas e dinâmicas de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*.

A estrutura da vegetação foi estudada através das densidades e biomassas das comunidades arbóreas locais. Também foram estudadas as densidades e estruturas verticais locais de *S. angustissima* e *A. anthelmia*. As dinâmicas de influxo de radiação luminosa foram estudadas através das variações nos percentuais de cobertura da vegetação local, inferidos por meio de fotografias hemisféricas tiradas a 1 metro de altura do solo. A influência de fatores históricos foi avaliada através de pesquisa bibliográfica sobre a história da reserva e também por meio de eventuais impactos que possam ter causado nas estruturas populacionais.

Foram encontradas diferenças significativas entre as quatro áreas estudadas no que diz respeito tanto à estrutura da vegetação como à dinâmica de influxo de radiação luminosa. *Schefflera angustissima* e *A. anthelmia* se distribuem de forma desigual e antagônica entre as quatro áreas estudadas. Suas estruturas verticais variam pouco, mas de forma potencialmente relevante. Não foram encontrados indícios de que a vegetação da RFMG esteja sujeita a distúrbios de médias ou grandes proporções (catastróficos).

Os resultados indicam que *S. angustissima* e *A. anthelmia* estão sujeitas a influências diferenciadas do meio ambiente nas áreas amostradas, o que pode estar refletindo em suas dinâmicas. Essas áreas, portanto, não podem ser consideradas réplicas de uma mesma amostra, mas sim quatro amostras distintas. As diferenças observadas entre elas parecem decorrer, principalmente, de fatores históricos anteriores à década de 1930, basicamente relacionados ao uso e ocupação de solo, e que geraram uma matriz heterogênea a partir da qual a vegetação local se desenvolveu.

ABSTRACT

Historical factors such as former land use and susceptibility to disturbance, being natural or human induced, have an impact on vegetation development and can be responsible for its heterogeneity. To forests, the major consequence of disturbance, due to the loss of biomass they cause, is a change in the influx of luminous radiation.

The luminous radiation is currently known to be determinant in vegetation development of forest communities. The objectives of this chapter are: (1) to evaluate the sample areas regarding to their homogeneity in vegetation and *S. angustissima*'s and *A. anthelmia*'s population structures, (2) to evaluate whether the luminous radiation influx dynamics is different among the four sample areas and (3) to investigate historical factors that could have influenced the structure and the dynamics of *S. angustissima*'s and *A. anthelmia*'s populations.

The vegetation structure was studied through the densities and the biomass of the local arboreal community. Local densities and vertical structures of *S. angustissima*'s and *A. anthelmia*'s populations were also studied. The dynamics of the luminous radiation influx was studied through the variations in the local vegetation cover percentages, sampled by hemispherical pictures taken from 1m above the ground. The influence of historical factors was evaluated through bibliographic research about the RFMG's history and also through some occasional impacts that they might have caused to the populations' structures.

Significant differences among the four sampled areas were found concerning the vegetation structure and the dynamics of the luminous radiation influx. *Schefflera angustissima* and *A. anthelmia* have uneven and opposite distributions among the four studied areas. Their vertical structures varied just a little, but in a potentially relevant way. There were no indications that RFMG's vegetation is prone to medium or large magnitude (catastrophic) disturbances.

Results indicate that *S. angustissima* and *A. anthelmia* are subject to different environmental influences in the different sampled areas, what can be reflecting on their dynamics. Therefore, these areas cannot be thought as replications of a single sample. They have to be considered different samples. The differences among them seem to be due mostly by historical factors previous to 1930, especially those related to the land use. The differences in the former land use seem to have produced a heterogeneous matrix from which the local vegetation developed.

INTRODUÇÃO

Plantas são especialmente susceptíveis a distúrbios e estresses ambientais, pois, sendo organismos essencialmente sésseis, não tem como evitá-los emigrando, como poderia fazer uma população animal. Distúrbios podem ser definidos como eventos que causam a morte ou a perda parcial de biomassa da planta, como, por exemplo, queimadas e exploração econômica de espécies vegetais. Estresses podem ser definidos como condições que restringem a produção de biomassa pela planta, como escassez de recursos, por exemplo, luz, água e nutrientes do solo. A intensidade, a frequência e a previsibilidade de estresses e distúrbios ambientais, bem como as influências conjuntas de ambos, podem tanto excluir como impedir espécies de colonizar uma determinada região (Grime 1970).

Distúrbios são fenômenos naturais ou de origem antrópica que afetam significativamente a dinâmica da vegetação e de suas populações de plantas. Constituem fonte de mortalidade para alguns indivíduos e, ao mesmo tempo, fonte de novos sítios de estabelecimento para outros. Suas frequência, magnitude e natureza são provavelmente fatores importantes na seleção de histórias de vida de plantas (Denslow 1980). Em geral, quando atingem grandes proporções, no sentido de afetar grandes áreas, são chamados de catástrofes. As catástrofes geralmente são causadas por furacões, queimadas, deslizamentos de terra, erupções vulcânicas e avalanches, dentre outros fenômenos de grande impacto. Entretanto, são mais comuns os distúrbios de pequenas proporções, ou pontuais, como a formação de clareiras naturais, que têm impacto restrito e localizado (Laska 2001, Denslow 1980).

Dentre os distúrbios de origem antrópica, os mais comuns dizem respeito à supressão de vegetação e ao corte seletivo de espécies de interesse econômico e, dependendo de suas proporções, podem ser classificados como locais ou catastróficos.

Devido à magnitude dos impactos que causam, distúrbios de proporções catastróficas costumam deixar vestígios, como restos de carvão de uma grande queimada ou mesmo a ausência de toda uma geração de plantas, mortas quando de sua ocorrência. Através do estudo destes vestígios é possível posteriormente inferir sobre a evolução histórica da vegetação de uma certa região, ou de suas populações, mais especificamente. Estes distúrbios pretéritos são também chamados de fatores históricos, e são considerados importantes para o entendimento dos padrões atuais da vegetação (de Blois et al. 2001).

Em uma região de Quebec, Canadá, de Blois et al. (2001) concluíram que o histórico de uso da terra se tornou o principal determinante da vegetação arbórea, sobressaindo-se às condições ambientais locais. Foster et al. (1998), baseados em estudos paleoecológicos de uma paisagem em Massachusetts, EUA, constataram que a vegetação local, quando comparada à sua situação pré-período colonial, iniciado no começo do século 17, perdeu em variabilidade na distribuição de suas espécies arbóreas e mostrou pouca relação com os gradientes ambientais. Com base nos mesmos dados, Fuller et al. (1998) concluíram ainda que a floresta local sofreu mudanças em sua composição florística e também no padrão de abundância das espécies. Além disso, afirmaram que apesar dos esforços de reflorestamento da região, não há indícios de que a floresta irá recuperar seu padrão de diversidade e as características de sua dinâmica aos níveis constatados para o período pré-colonial.

Espécies arbóreas de florestas tropicais têm diferentes graus de tolerância à luz solar (Wright et al. 2003, Lin et al. 2002, Henry & Aarsen 1997, Denslow & Hartshorn 1994, Whitmore 1989, Denslow 1980, Grime 1970, Jones 1956). A sobrevivência de juvenis, mais do que seu crescimento, é hoje considerada como fator chave para o entendimento da variação no grau de tolerância à sombra observado entre as espécies arbóreas (Lin et al. 2002).

Espécies ciófilas (tolerantes a sombreamento), típicas de ambientes onde os níveis de irradiação luminosa são freqüentemente baixos, têm seu desempenho maximizado, dentre

outros aspectos, como consequência de um baixo ponto de compensação fótica, um maior investimento em biomassa foliar e um reduzido nível de auto-sombreamento. Sendo assim, investem preferencialmente em crescimento horizontal, produzindo ramos mais compridos e que podem sustentar um número maior de folhas (Henry & Aarsen 1997, Givnish 1988).

Espécies heliófilas (baixa tolerância a sombreamento) têm um ponto de compensação fótica relativamente mais alto, e por isso necessitam evitar o sombreamento, especialmente aquele causado pelas plantas estabelecidas ao seu redor, o qual é característico de uma formação vegetal florestal. Para tanto, investem a maior parte de seus recursos em crescimento vertical, o que lhes possibilita atingir mais rapidamente a altura necessária para fugir do sombreamento causado pelas plantas ao seu redor. Em contrapartida, produzem menos biomassa foliar (Henry & Aarsen 1997, Givnish 1988).

Estudando sete espécies arbóreas em uma floresta mesófila no Texas, EUA, Lin et al. (2002) observaram que as espécies heliófilas tinham uma maior taxa de crescimento assintótica do que as espécies ciófilas, mas que também mostraram maiores taxas de mortalidade quando sujeitas a baixos níveis de radiação luminosa.

A estrutura da vegetação e, em particular, os níveis de adensamento do dossel e da submata, são os determinantes do grau de intensidade luminosa capaz de penetrar na floresta. Em uma região de clima temperado quente e úmido, como a da reserva de Morro Grande, a fenologia das espécies que compõe sua floresta é muito importante na determinação da dinâmica de seu dossel, já que tanto secas sazonais como a ocorrência de temperaturas mínimas muito baixas podem restringir a reprodução e o crescimento vegetativo das espécies (Morellato et al. 2000, Reich 1995), o que dificulta que essas reponham as perdas de folhas nas épocas secas e de frio intenso. Em regiões em que a flora inclui espécies decíduas ou semidecíduas, pode ocorrer um aumento sazonal no influxo de energia luminosa, capaz de influenciar a regeneração e o desenvolvimento das populações locais de espécies vegetais (ver

Wirth et al. 2001).

Clareiras naturais constituem um tipo freqüente de distúrbio de ecossistemas florestais e influenciam diretamente na dinâmica do influxo de radiação luminosa, pois representam aberturas no dossel da floresta. A maior intensidade luminosa dentro destas clareiras favorece o estabelecimento de espécies heliófitas e também o crescimento, até a fase reprodutiva, de espécies que necessitam dessa maior intensidade luminosa para completar seu desenvolvimento (Denslow & Hartshorn 1994). A freqüência com que as clareiras ocorrem além de seus tamanhos são, portanto, determinantes da composição florística local (Brokaw 1989, Whitmore 1989, Denslow 1980). Todavia, nem toda clareira representa uma alteração significativa no influxo local de radiação luminosa, pois a influência que exercem depende basicamente do grau de compactação do dossel local. Se este for pouco compacto, sua permeabilidade aos raios de sol conhecidos como “sun-flecks” será grande e o impacto adicional de influxo de radiação luminosa proporcionado pelas clareiras pode tornar-se pouco relevante (Armelin & Mantovani 2001, Wirth et al. 2001, Denslow 1980).

Em suma, a ocorrência de distúrbios e os padrões de estresses ambientais locais podem ter sido determinantes dos padrões de estrutura e das dinâmicas da vegetação como um todo das populações sob estudo em particular.

Os objetivos deste capítulo são: (1) avaliar a homogeneidade das áreas amostradas quanto à estrutura da vegetação e das populações de *S. angustissima* e *A. anthelmia*, (2) assumindo que a disponibilidade de radiação luminosa é o principal fator limitante local para as populações sob estudo (principal fator de estresse ambiental), avaliar se a dinâmica do influxo de radiação luminosa é diferente nessas quatro áreas e (3) investigar fatores históricos que possam ter influenciado as estruturas atuais e as dinâmicas de *S. angustissima* e de *A. anthelmia* como um todo ou em relação a essas quatro áreas amostradas.

Com base em observações de campo, assumem-se as seguintes hipóteses: (I) não

houve impactos diferenciados e significativos decorrentes de fatores históricos nas quatro áreas estudadas, (II) as diferenças de estrutura e dinâmica de dossel entre estas áreas são irrelevantes para as dinâmicas populacionais de *S. angustissima* e *A. anthelmia* e, por este motivo, (III) as estruturas verticais e as distribuições espaciais de suas populações são semelhantes.

MATERIAIS E MÉTODOS

Registros de fatores históricos

Com o intuito de verificar a ocorrência pretérita de grandes distúrbios na vegetação da RFMG foram pesquisados dados bibliográficos que ajudassem a reconstituir a sua história. Informações sobre o seu histórico de ocupação, a ocorrência de incêndios, geadas ou secas pronunciadas foram especialmente avaliadas.

As estruturas das populações também foram estudadas em busca de sinais de grandes mortalidades de plantas, já que eventuais lacunas na distribuição de indivíduos, dentro de uma estrutura populacional, podem estar associadas à ocorrência de eventos catastróficos para as populações. Considerações semelhantes foram feitas por Mantovani (1993), para espécies arbóreas de Floresta Ombrófila Densa Montana no litoral sul de São Paulo.

Pluviosidade

Apesar de o clima prever sazonalidade de chuvas na região, a hipótese de que a pluviosidade pode estar influenciando substancialmente o comportamento da vegetação, e particularmente das populações sob estudo, sugere que o regime pluviométrico local seja caracterizado com maior precisão. O início, o fim ou a duração dos períodos de chuva e de

seca podem estar induzindo respostas da vegetação, como, por exemplo, a perda de folhas ou a falta de reposição das folhas perdidas naturalmente, o que resultaria numa perda de cobertura do dossel, ou mesmo um aumento na mortalidade ou no recrutamento de plantas. Para caracterizar este regime pluviométrico foram utilizados dados fornecidos pela SABESP, sobre a pluviosidade no interior da reserva. Trata-se de uma série histórica da pluviosidade total mensal, de janeiro de 1997 a dezembro de 2004. Para validar a hipótese de sazonalidade do regime pluviométrico local os dados foram tratados por análise espectral (Shumway & Stofer 2001, Priestley 1981). A série foi filtrada por um filtro diferença de ordem 1 (filtro high-pass), para eliminar o ruído de baixa frequência e na seqüência por um filtro de média móvel simétrico, de ordem 3, (filtro low-pass), para retirar as distorções criadas pelo primeiro filtro. Na seqüência, foi construído um periodograma e a significância da periodicidade encontrada foi aferida pela estatística g de Fisher (Priestley 1981). Exclusivamente para a construção do periodograma foram usados dados de 1997 a 2002, quando a análise foi feita.

Para delimitar o período de maior intensidade de chuva foram estudados os seis meses de maiores índices pluviométricos médios nos últimos oito anos.

Estrutura local da vegetação

A estrutura da comunidade em cada uma das quatro áreas foi caracterizada quanto às suas densidades e áreas basais. Para tanto, foram amostradas todas as plantas de espécies lenhosas com DAP maior ou igual a 5cm. A área basal foi calculada segundo Mueller-Dombois & Ellenberg (1974). Para calcular as médias de densidade e área basal considerou-se cada uma das 25 parcelas contíguas de 10x10 metros como unidade amostral.

Dinâmica de influxo de radiação luminosa

A variabilidade e a eventual dinâmica da cobertura da vegetação foram estudadas

através de séries temporais de fotos hemisféricas, tiradas do centro de cada uma das subparcelas de 10x10m (Trichon et al. 1988). Foram amostradas 4 séries por ano, durante 2 anos, ao redor dos dias 15/jan, 15/abr, 15/jul e 15/out, o que permite evidenciar eventuais padrões de sazonalidade. As séries fotográficas foram produzidas com uma câmera digital Nikon modelo coolpix 995, de 3.3 megapixels, à qual foi acoplada uma lente hemisférica modelo FC-E8. A câmera era posicionada sobre a marca, na parcela, orientada para o norte magnético, nivelada e tinha sua altura ajustada para 1m. As fotos foram tiradas nas primeiras horas da manhã e nas últimas horas da tarde, quando o sol está baixo, ou ainda em dias nublados, para evitar que o brilho excessivo do sol ou a reflexão da luminosidade nas folhas das plantas ofuscassem a lente e acabassem por distorcer a imagem. Este desenho amostral foi adaptado de Trichon et al. (1988), com a diferença de que estes orientaram suas fotos em direção ao norte verdadeiro. As fotos são feitas em preto e branco e com máximo contraste, para evitar aberrações cromáticas (Frazer et al. 2001). Adotou-se o padrão de qualidade “FINE” (compressão a ¼, formato do arquivo tipo JPEG) e tamanho de imagem VGA (640x480 pixels). As fotos foram analisadas pelo software “Gap Light Analyzer” (Simon Frazer University 1999), que fornece o percentual de cobertura da vegetação. Para os cálculos do percentual de cobertura foi utilizada uma máscara topográfica que limita a zênite a 130°, com o objetivo de eliminar a borda das fotos, sujeitas a distorções (Frazer et al. 2001), e um limiar para a diferenciação entre branco e preto de 128 pontos, que corresponde a 50% da escala de limiar do software.

Para estudar o comportamento destas séries temporais e detectar um possível padrão de sazonalidade foi utilizada a técnica de ANOVA (Zar 1999), em detrimento de técnicas de estatística circular, pois considerou-se que o número de pontos amostrais por período (ano) era muito pequeno.

Distribuição e estrutura vertical das populações nas áreas amostradas

A distribuição local das populações foi comparada através do número de plantas em cada uma das áreas amostradas. Para se obter as estruturas verticais, as plantas de cada área foram classificadas por altura, em intervalos de 1m. Foram utilizados os dados do censo de 2003 e, em ambos os casos, desconsideraram-se as sementes.

RESULTADOS

Registros de fatores históricos

Metzger et al. (aceito) fizeram uma profunda pesquisa do histórico de desenvolvimento da RFMG. Particularmente, obtiveram um detalhamento de sua cobertura florestal através de interpretação de fotografias aéreas dos anos de 1994 e 1995 (escala 1:25.000). Em seus estudos, não encontraram quaisquer indícios de distúrbios de grande porte (catastróficos) como, por exemplo, queimadas, que pudessem ter causado perdas ou alterações significativas na cobertura vegetal da RFMG.

Pluviosidade

A série de pluviosidade mostra um comportamento sazonal, com duas estações claramente definidas e de duração aproximada de 6 meses cada. A estação chuvosa inicia no fim da primavera e finda por volta de abril. Seu fim é a característica mais bem definida nessa série. Com exceção do quinto período (meses 49-60), a pluviosidade cai acentuadamente a partir de março (figuras 1.1 e 1.2).

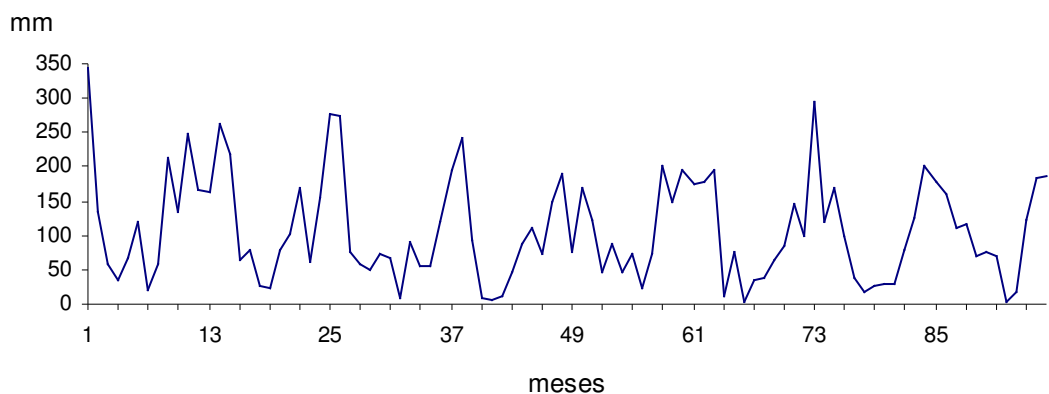


Figura 1.1. Pluviosidade total mensal na reserva de Morro Grande no período de janeiro de 1997 a dezembro de 2004. Os números no eixo das abscissas representam os meses de janeiro e as marcas nesse eixo delimitam trimestres.

O teste de periodicidade para este ciclo de 12 meses foi significativo ($g = 0,2326$, $p < 0,01$). Maiores detalhes sobre o tratamento da série e construção do periodograma podem ser vistos no anexo.

Conforme mostra a figura 1.2, a estação chuvosa pode ser delimitada de outubro a março. A concentração das chuvas nessa época do ano variou, nos cinco anos deste estudo, entre 72,25%, em 2001, e 80,64%, em 2003.



Figura 1.2. Estação chuvosa na reserva de Morro Grande. As barras indicam os seis meses com maiores pluviosidades em cada ano.

Estrutura local da vegetação

Na análise estrutural da vegetação, a parcela 1 apresentou a maior densidade média (tabela 1.1), enquanto que a parcela 2 apresentou a maior área basal. A parcela 3 apresentou os segundos valores mais altos, tanto de densidade como de área basal, e a parcela 4 apresentou os menores valores para ambos os parâmetros.

Tabela 1.1. Médias e coeficientes de variação (CV) das densidades (plantas*ha⁻¹) e área basal (m²*ha⁻¹) das áreas estudadas. Foram amostradas plantas de DAP igual ou superior a 5cm.

	DENSIDADE		ÁREA BASAL	
	MÉDIA	CV	MÉDIA	CV
PARCELA 1	3124	0,1821	37,71	0,2330
PARCELA 2	2764	0,2094	39,09	0,3330
PARCELA 3	2840	0,2426	38,18	0,4835
PARCELA 4	2368	0,2360	31,27	0,3419

Em relação aos coeficientes de variação, as parcelas 3 e 4 apresentaram os maiores valores para densidade, seguidas pela parcela 2, ficando a parcela 1 com o menor valor. Quanto à área basal, a parcela 3 apresentou a maior variabilidade, seguida pelas parcelas 4, 2 e 1.

A diferença entre as parcelas quanto à densidade foi significativa ($F = 6,75$; $p = 0,0004$), sendo que a parcela 4 mostrou média significativamente diferente das médias das parcelas 1 e 3. Quanto à área basal, não houve diferenças significativas entre as médias das quatro parcelas ($F = 2,33$; $p = 0,0792$).

Na dimensão de subparcelas as distribuições da densidade e da área basal parecem ter um padrão aleatório (figura 1.3). Também não é possível distinguir nenhuma mancha

homogênea, em área basal ou densidade, maior do que 400m^2 , equivalente a 4 parcelas. No caso da densidade, as diferenças entre parcelas são menores e manchas de 200m^2 a até 300m^2 ainda podem ser encontradas.

Dinâmica de influxo de radiação luminosa

A figura 1.4 mostra a variação da cobertura da vegetação em cada uma das quatro áreas amostradas nos anos de 2002 e 2003. O tipo de curva que predomina é o que aparece na área 4, nos dois anos, e na área 2, em 2003. Este padrão de curva mostra uma diminuição gradativa da cobertura vegetal no outono, época do início da estação seca, até a primavera, quando começa a estação chuvosa. Trata-se do comportamento esperado em um padrão sazonal.

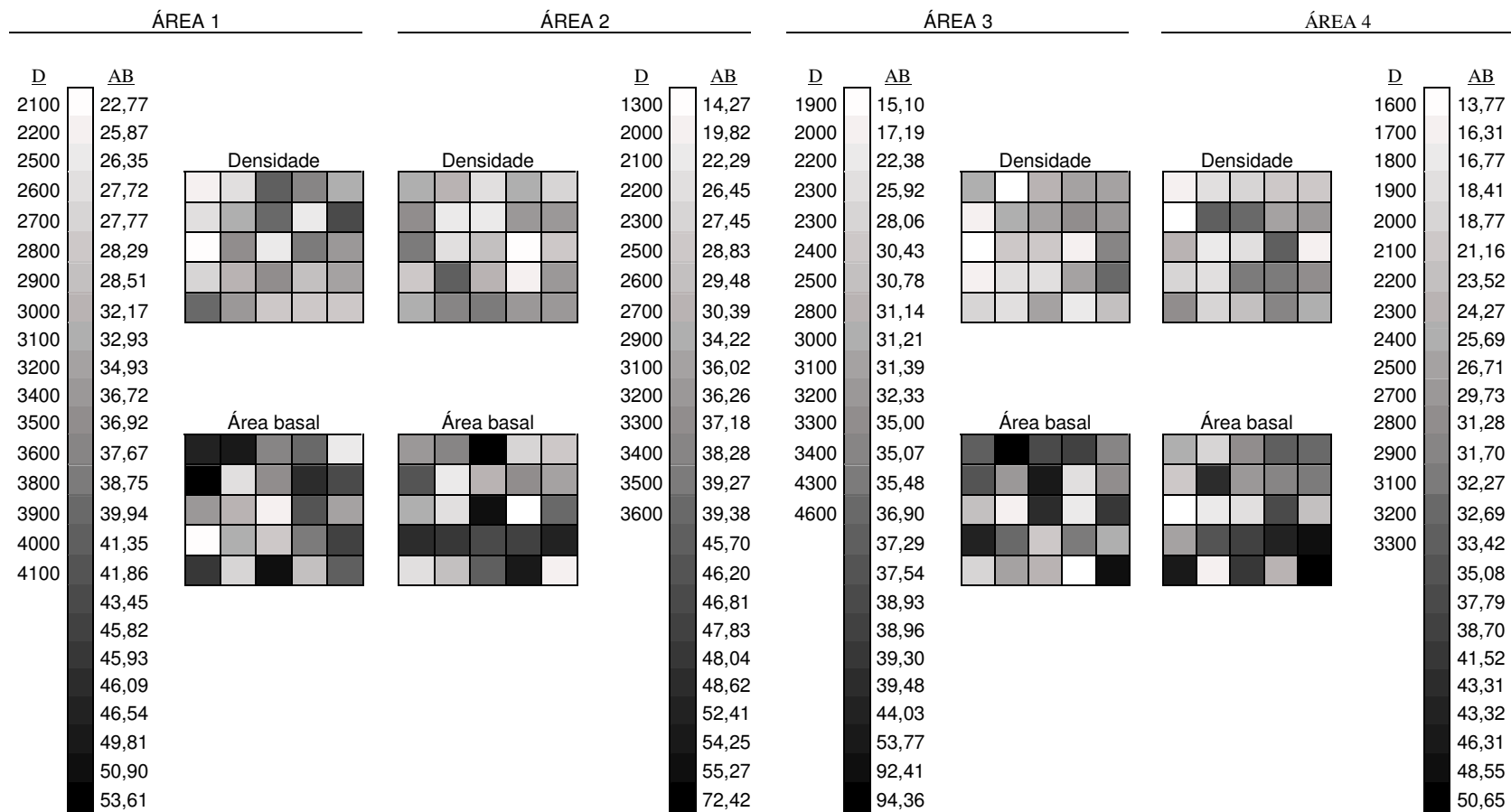


Figura 1.3. Valores de densidade ($D = \text{plantas} \cdot \text{ha}^{-1}$) e área basal ($AB = \text{m}^2 \cdot \text{ha}^{-1}$) dentro das áreas amostradas.

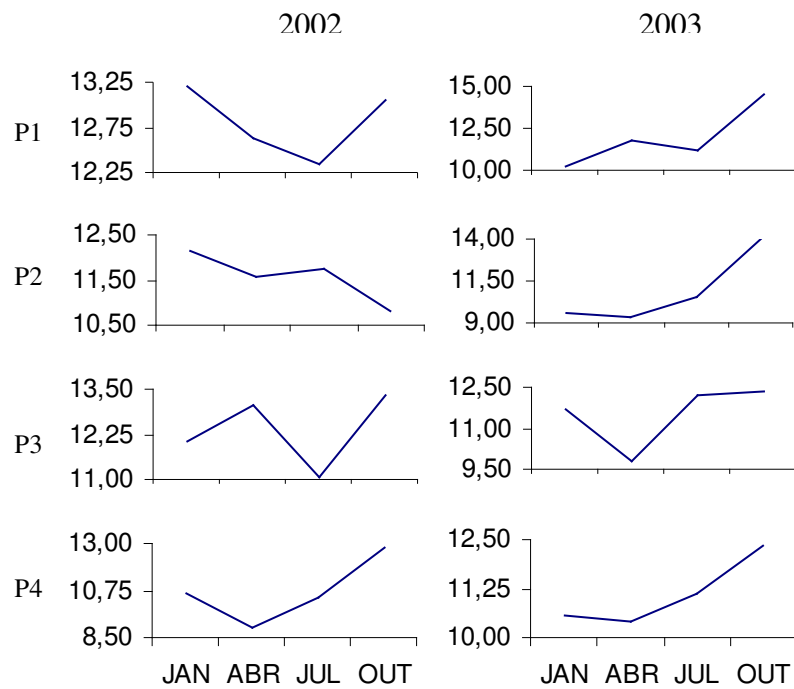


Figura 1.4. Percentuais de abertura do dossel.

De acordo com a tabela 1.2, a menor cobertura em outubro (equivalente à maior abertura) é significativamente diferente do que nos outros três meses nas áreas 2, em 2003, e 4, em 2002, sendo que na área 4, em 2003, só não difere do mês de julho, o qual é o ponto intermediário do processo de diminuição da cobertura local no ano.

A curva da área 1 em 2003 também se aproxima de um mesmo padrão sazonal, já que também possui uma cobertura em outubro significativamente menor do que nos outros meses. A variação entre abril e julho, que distorce a curva em relação ao padrão comentado anteriormente, não é significativa.

Na área 3, em 2003, o dossel significativamente mais fechado, em abril, concorda com o padrão sazonal descrito anteriormente, entretanto há distorções consideráveis em janeiro e julho. As demais curvas sugerem padrões diferentes.

Tabela 1.2. Significâncias das diferenças entre os percentuais de cobertura da vegetação.

Local	2002	2003
P1	F = 1,88 $p = 0,1389$	F = 41,92 $p < 0,01$
		JAN \neq (ABR, JUL, OUT)
		ABR \neq (JAN, OUT)
		JUL \neq (JAN, OUT)
	-	OUT \neq (JAN, ABR, JUL)
P2	F = 4,12 $p < 0,01$	F = 64,45 $p < 0,01$
		JAN \neq (JUL, OUT)
		ABR \neq (JUL, OUT)
		JUL \neq (JAN, ABR, OUT)
	JAN \neq OUT	OUT \neq (JAN, ABR, JUL)
P3	F = 10,05 $p < 0,01$	F = 17,62 $p < 0,01$
		ABR \neq JUL
		JUL \neq OUT
P4	F = 17,68 $p < 0,01$	F = 4,7 $p < 0,01$
		JAN \neq (ABR, OUT)
		ABR \neq (JAN, JUL, OUT)
		JUL \neq (ABR, OUT)
		OUT \neq (JAN, ABR, JUL)
		OUT \neq (JAN, ABR)

Distribuição das populações nas áreas amostradas

As espécies encontram-se distribuídas de forma claramente segregada. *S. angustissima* concentra 84% de suas plantas nas áreas 3 e 4, onde são encontradas apenas 16% das plantas de *A. anthelmia*. Mais ainda, possui 55% de suas plantas na área 4, a qual possui apenas 1% das plantas de *A. anthelmia* amostradas. Complementarmente, *A. anthelmia* concentra 84% de suas plantas nas áreas 1 e 2, contra 16% para *S. angustissima*, sendo que 45% se encontram da área 1, onde estão apenas 5% dos indivíduos de *S. angustissima*. Sementes não foram consideradas nessa análise (figura 1.5).

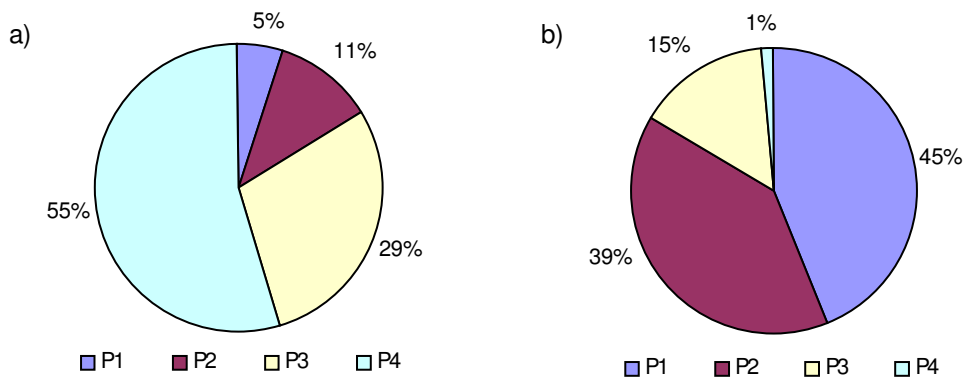


Figura 1.5. Distribuição de plantas das populações entre as áreas estudadas: (a) *S. angustissima* (n = 1.929); e (b) *A. anthelmia* (n = 228). Dados do censo de 2003.

Estruturas verticais das populações nas áreas amostradas

A estrutura de classes de tamanho de *S. angustissima*, tanto no conjunto dos dados como especificamente para cada uma das quatro áreas amostradas, apresenta um mesmo padrão de distribuição (figura 1.6). Chama a atenção, contudo, a ausência de plantas entre 6 e 11 metros de altura na área 2.

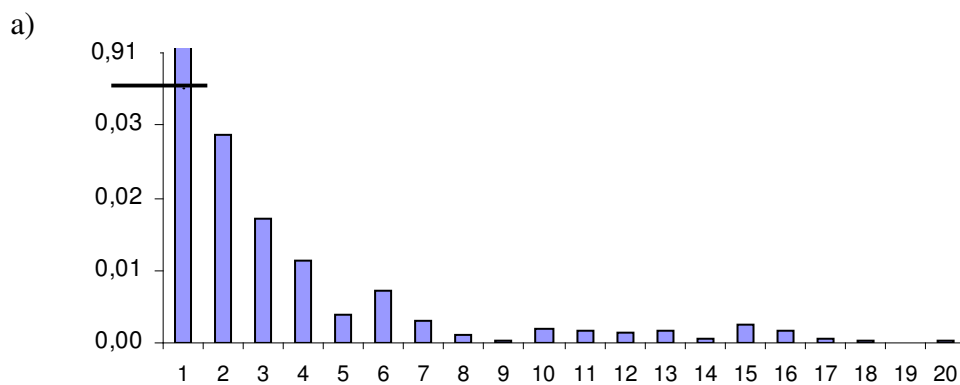


Figura 1.6. Estruturas populacionais de *S. angustissima*: (a) conjunto das quatro áreas, n = 2.929. Nas abscissas, os limites superiores de tamanho para cada classe, em metros. Nas ordenadas, os valores relativos do número de plantas. As barras indicam alteração de escala. Sementes não foram consideradas.

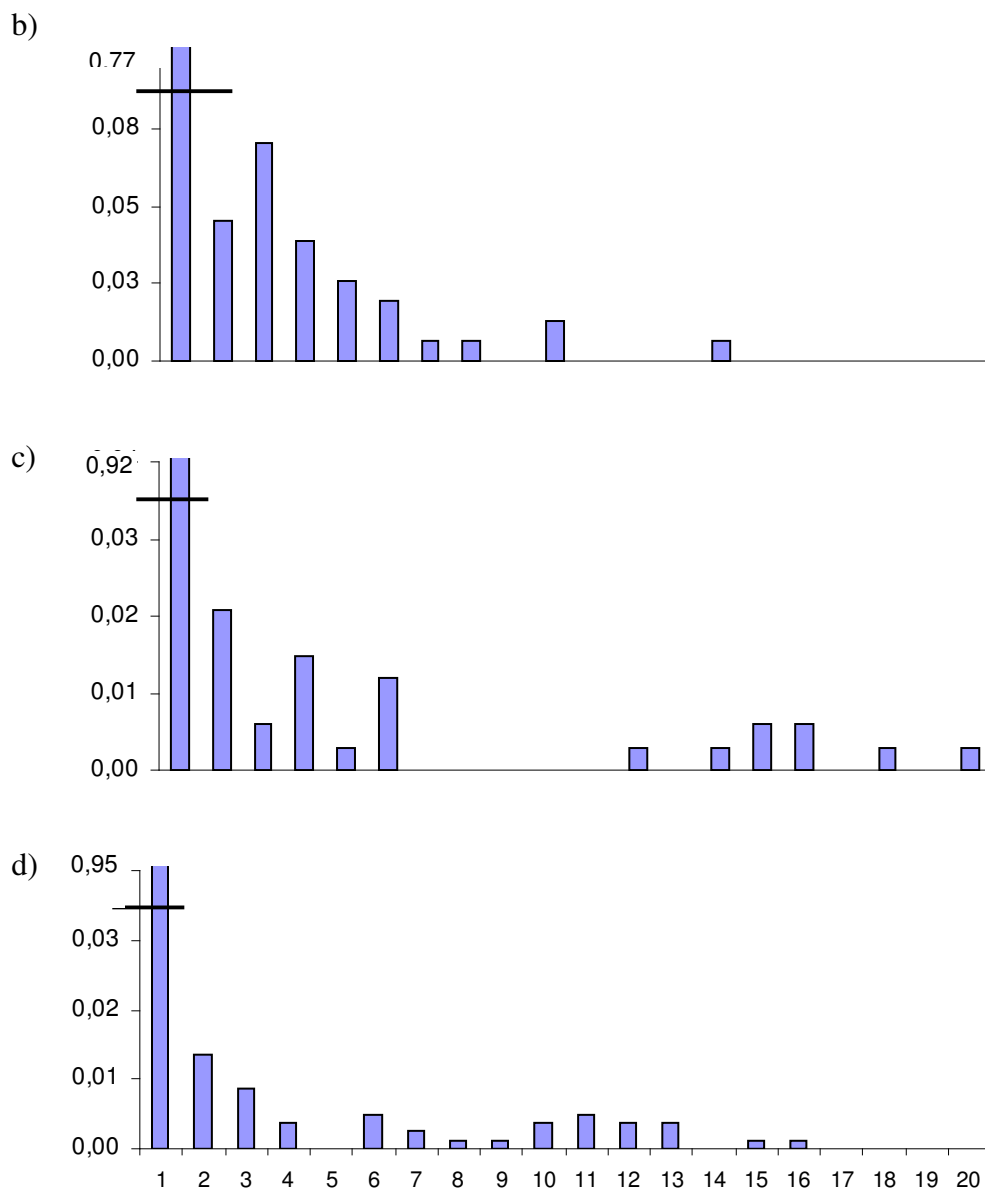


Figura 1.6. Estruturas populacionais de *S. angustissima* - continuação - (b) área 1, n = 156; (c) área 2, n = 338; (d) área 3, n = 850. Nas abscissas, os limites superiores de tamanho para cada classe, em metros. Nas ordenadas, os valores relativos do número de plantas. As barras indicam alteração de escala. Sementes não foram consideradas.

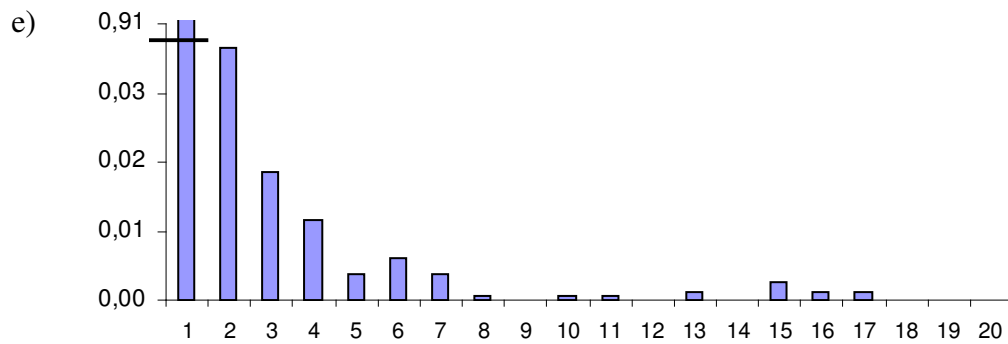


Figura 1.6. Estruturas populacionais de *S. angustissima* - continuação - (e) área 4, $n = 1620$. Nas abscissas, os limites superiores de tamanho para cada classe, em metros. Nas ordenadas, os valores relativos do número de plantas. As barras indicam alteração de escala. Sementes não foram consideradas.

Apesar da maior variabilidade que se observa, quando comparadas as estruturas que a população de *A. anthelmia* assume nas áreas amostradas, ainda sim é possível identificar um padrão consistente, semelhante ao que foi observado para *S. angustissima*. A curva construída com o somatório dos dados das quatro áreas é a que melhor representa este padrão. Apesar das diferenças, em nenhuma das áreas a estrutura local chega a diferir substancialmente a ponto de sugerir um outro tipo de interpretação (figura 1.7). A estrutura de *A. anthelmia* na área 4 não foi estudada, já que lá foram encontradas apenas 3 plantas, as estas plantas foram incluídas na análise dos dados agrupados.

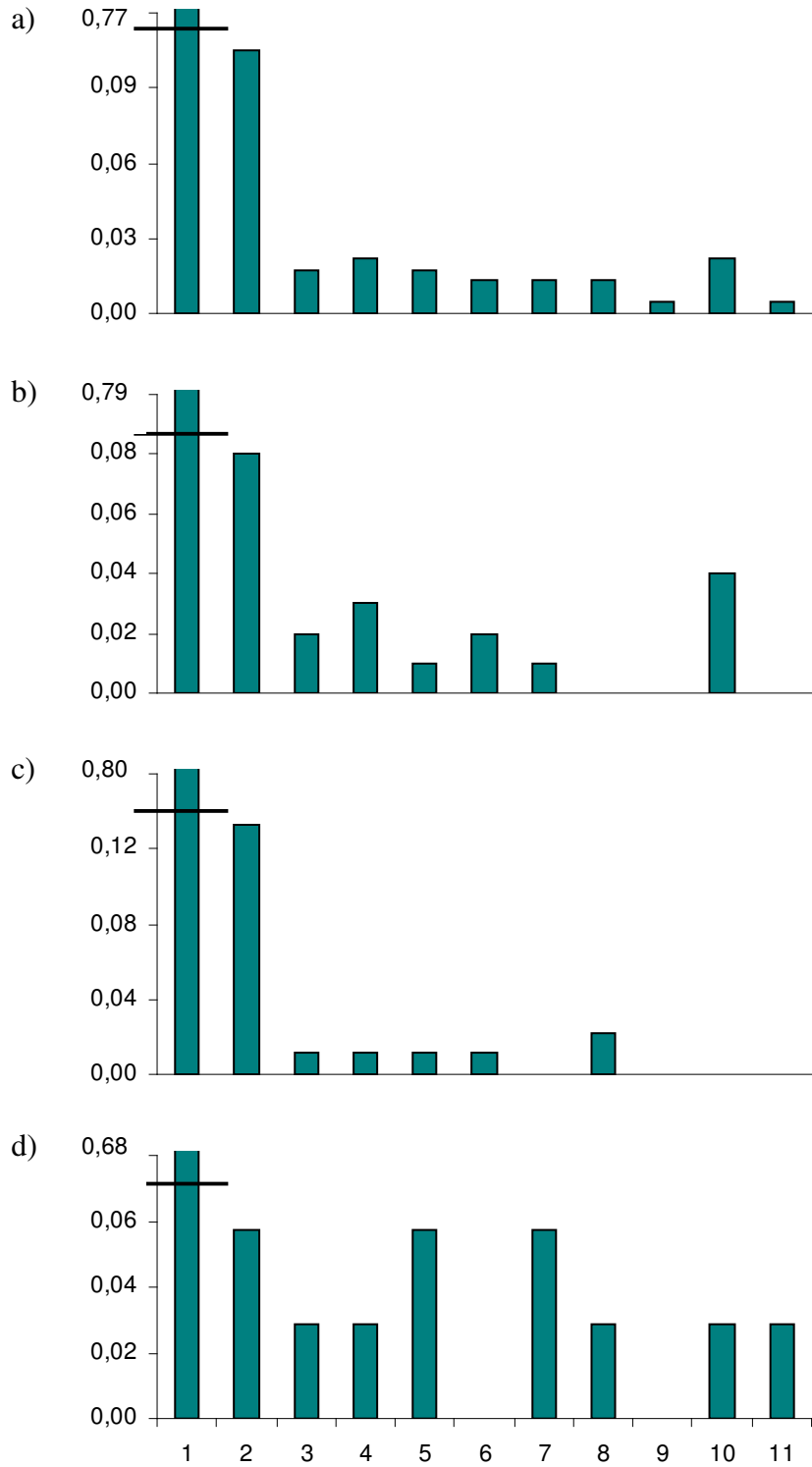


Figura 1.7. Estruturas populacionais de *A. anthelmia*: (a) conjunto das quatro áreas, n = 228; (b) área 1, n = 100; (c) área 2, n = 90; (d) área 3, n = 35. Nas abscissas, os limites superiores de tamanho para cada classe, em metros. Nas ordenadas, os valores relativos do número de plantas. As barras indicam alteração de escala.

DISCUSSÃO

Registros de fatores históricos

De acordo com Metzger et al. (aceito), até o final da década de 1920 a região da RFMG era constituída de fazendas de pequeno e médio portes que desenvolviam atividades agro-pastoris. Por volta de 1930, essas fazendas foram desapropriadas e suas áreas foram reservadas para a proteção de mananciais. Desde então, a floresta vem se desenvolvendo a partir de uma matriz heterogênea, que era constituída principalmente de áreas de cultivos diversos, mas ainda com alguns trechos de áreas florestadas.

Como, aparentemente, desde a sua constituição na década de 30 até o presente, a vegetação da RFMG esteve livre de grandes distúrbios de origem climática ou antrópica, é possível supor que, atualmente, a principal fonte de distúrbios na vegetação local é a formação de clareiras naturais, que é intrínseca à sua dinâmica e tem impacto localizado.

Sendo assim, as diferenças na cobertura vegetal e nas densidades das populações nas quatro áreas amostradas provavelmente não se devem a distúrbios que possam tê-las influenciado de forma distinta, mas sim a diferenças nos estádios sucessionais dessas áreas e em suas respectivas composições florísticas, as quais devem ser consequência tanto do grau de desenvolvimento local da vegetação (seu estágio sucessional), como da oportunidade de colonização que as populações de plantas locais tiveram ao longo do tempo (oferta de propágulos).

Pluviosidade

As figuras 1.1 e 1.2 apresentam uma caracterização bastante consistente do regime pluviométrico local. Apesar de não ter sido aplicado nenhum procedimento estatístico para determinar a duração exata das estações ditas de chuva e de seca, sujeitas a alguma

variabilidade, a delimitação das mesmas, com base no que se observa nessas figuras, parece correta.

Estrutura local da vegetação

As quatro fisionomias podem inicialmente ser caracterizadas como secundárias. As presenças freqüentes das espécies *Miconia cabussu* (Melastomataceae) e *Inga* spp. (Fabaceae), estas últimas relativamente abundantes, são características deste estágio sucessional (E. L. M Catharino, com. pess., Richards 1996). A presença de árvores emergentes esparsamente distribuídas, de espécies como *S. angustissima*, por exemplo, além da distinção de três estratos na estrutura da vegetação, sugerem que se trata de estádios relativamente avançados da sucessão, pois em uma floresta secundária inicial seria esperado encontrar um dossel relativamente regular e não mais do que dois estratos (Richards 1996). Segundo Brown & Lugo (1990), o tempo de regeneração da RFMG, estimado em aproximadamente 75 anos (desde a constituição da reserva), também é um indicativo de que a vegetação local se encontra em estágio de desenvolvimento secundário tardio; sendo que, nesse estágio, a estrutura da vegetação tende a ser já bem semelhante à estrutura que caracteriza a vegetação local em estágio climáxico.

As quatro áreas amostradas estão entre as áreas A e B de Metger et al. (2005), também classificadas pelos autores como de desenvolvimento secundário.

Dinâmica de influxo de radiação luminosa

Nas áreas amostradas os percentuais de abertura variaram, como um todo, de 9% a 14% (figura 1.4). Em quatro sítios amostrados em uma floresta primária na Indonésia, Trichon et al. (1998) encontraram, para áreas não influenciadas por clareiras, valores variando de 1,5% a 3,6%. Os valores superiores encontrados em Morro Grande provavelmente estão

relacionados ao estágio sucessional das áreas amostradas. Os dados de cobertura foram estimados à altura de 1 metro do solo e, portanto, a medição incorpora a biomassa de todos os estratos da vegetação, à exceção do herbáceo. As diferenças de cobertura entre a RFMG e a floresta na Indonésia devem-se, provavelmente, ao maior porte e, conseqüente, maior biomassa foliar nos estratos arbóreos desta última.

O padrão de periodicidade predominante, e que é mais bem representado pelas curvas obtidas na área 4, sugere um ciclo sazonal associado à pluviosidade, onde a diminuição de cobertura vegetal se acentua na estação seca. De acordo com os estudos de Morellato et al. (2000) este tipo de sazonalidade era esperado, ainda mais por conta da presença nessa região de espécies típicas da Floresta Estacional Semidecidual (Aragaki & Mantovani 1988). O que merece destaque no caso das áreas amostradas é a diferença de intensidade com a qual esta sazonalidade se manifesta, quando se manifesta. Estas diferenças podem estar relacionadas ao potencial de déficit hídrico em cada área, dadas as características locais de solo, mas provavelmente se devam principalmente a diferenças na composição florística e na estrutura do dossel local.

Aparentemente, cada área parece estar sujeita a um comportamento diferenciado de seu dossel, sendo que o padrão sazonal esperado só ocorre de forma consistente na área 4. Conseqüentemente, o aporte de luminosidade no interior de cada uma das quatro áreas, e que é mediado pelo comportamento do dossel local, também se torna diferenciado, e essa situação pode resultar em respostas localmente distintas das populações de *S. angustissima* e *A. anthelmia*.

A floresta tropical de Barro Colorado, Panamá, em estudo realizado por Wirth et al. (2001), também apresentou sazonalidade em seus índices de cobertura da vegetação. O ciclo observado também estava correlacionado à pluviosidade, com um maior índice de abertura do dossel na época seca, e os autores também acreditam que a presença de espécies decíduas

deve estar influenciando esse processo.

Distribuição das populações nas áreas amostradas

As distribuições diferenciadas das espécies em relação às áreas amostradas são indícios de que, apesar de possuírem fisionomias semelhantes, as áreas não são tão homogêneas entre si como se esperava. Estes diferentes padrões de distribuição, a princípio, poderiam ser resultantes de uma oferta diferenciada, no passado, dos propágulos dessas espécies. Entretanto, os resultados apontam para uma correlação positiva entre a abundância de *S. angustissima* com áreas menos densas e sujeitas a um maior influxo de energia luminosa, e para uma correlação positiva entre a abundância de *A. anthelmia* e áreas mais densas e sujeitas a um menor influxo de energia luminosa. Neste caso, as distribuições das populações de *S. angustissima* e de *A. anthelmia* estariam sendo determinadas pela estrutura e dinâmica da vegetação local.

Estruturas verticais das populações nas áreas amostradas

A distribuição de frequências de tamanhos das plantas, que parece caracterizar as estruturas das duas populações, é assimétrica pela direita, e corresponde ao padrão mais comum que se observa para a distribuição da biomassa em populações de plantas (Bendel et al. 1989). Esse tipo de distribuição de frequência também é conhecido como “J invertido”. Trata-se do padrão que Wright et al. (2003) afirmam ser típico de populações de árvores tropicais tolerantes à sombra. Parte da variabilidade que se observa entre as estruturas, para cada uma das espécies, está diretamente relacionada à variação do tamanho das amostras utilizadas na construção dos gráficos. Nas áreas onde a quantidade de plantas é menor, um único indivíduo assume uma importância relativa maior, se comparado aos indivíduos das áreas mais populosas. Assim sendo, a interpretação dessa variabilidade foi cautelosa e acabou

por não identificar desvios relevantes em relação ao padrão J invertido, à exceção da ausência de plantas de *S. angustissima* entre 6 e 11 metros de altura na área 2.

Na área 2 observa-se uma lacuna no meio da curva de distribuição de frequências, e não em seu fim, como ocorre a partir dos 14 metros na área 1, por exemplo. Apesar de ser característica da estrutura populacional de *S. angustissima* possuir poucos indivíduos nestas classes, a total ausência de um conjunto tão extenso plantas parece fugir ao padrão, e poderia, então, ser evidência da ocorrência de algum tipo de fator histórico. O impacto mais provável deste evento histórico se daria na mortalidade de infantes e juvenis I, já que as plantas maiores são mais resistentes a danos mecânicos e a estresses ambientais (já que são menos sujeitas a sombreamento e possuem um sistema radicular mais desenvolvido para competir por água e nutrientes do solo) e o banco de sementes da população (vide capítulo 2) seria, em tese, capaz tanto de repor já no ano seguinte o volume de plântulas perdido, caso essas tivessem sido suprimidas; como ainda de abastecer a classe de plântulas por algum tempo, no caso de redução extrema na fecundidade da população.

Todavia, por envolver um número relativamente pequeno de indivíduos e representar uma variação relativamente pequena na curva de estrutura populacional, quando comparada à curva que considera a população das quatro áreas, essa falha na estrutura de *S. angustissima* na área 2 poderia ter sido causada também por variações naturais nas taxas demográficas da população. Sendo assim, se considerada isoladamente, não constitui evidência suficiente para que se conclua pela ocorrência de algum distúrbio pretérito no local.

No entanto, as discussões sobre as possíveis causas desta falha na estrutura de *S. angustissima* na área 2, bem como da ausência de plantas das classes maiores em algumas áreas e para ambas as populações, apesar de contribuírem para o entendimento das dinâmicas destas populações, são essencialmente especulativas, já que se apóiam apenas em indícios e suposições, e não em dados palpáveis.

De interesse mais prático, surge então a questão: As diferenças observadas nas quatro áreas em relação às estruturas populacionais, para as duas populações, poderiam resultar em dinâmicas localmente diferenciadas?

Tal questionamento se fundamenta na premissa de que plantas de classes diferentes possuem taxas demográficas diferentes e, sendo assim, as diversas proporções de indivíduos de tamanhos distintos em cada uma das áreas implicariam, então, em contribuições diferenciadas de suas taxas demográficas para as dinâmicas populacionais locais.

No caso de *S. angustissima*, as diferenças visíveis nas estruturas de sua população estão basicamente nas classes menos abundantes. No caso, a variação em relação ao padrão pode ser atribuída a um conjunto de plantas, em média, inferior a 5% da população total. Entretanto, o fato de essas classes serem pouco abundantes implica em que o impacto do que acontece a essas plantas, como por exemplo a morte, seja relativamente alto, já que cada uma delas representa uma porção relativamente maior de sua classe de tamanho do que as plantas de classes mais abundantes. Assim, se a dinâmica destas classes de plantas forem importantes para a população como um todo, as diferenças locais nas estruturas populacionais podem estar resultando em dinâmicas populacionais diferenciadas. As importâncias relativas de cada classe de plantas para as dinâmicas populacionais serão avaliadas nos capítulos 5 e 6.

No caso de *A. anthelmia* a variabilidade é muito maior, e é bem provável que implique em diferenças nas dinâmicas das populações locais.

CONCLUSÕES

Foram encontradas diferenças significativas entre as quatro áreas estudadas no que diz respeito tanto à estrutura da vegetação como à dinâmica de influxo de radiação luminosa. Isso

significa que *S. angustissima* e *A. anthelmia* estão sujeitas a influências diferenciadas do meio ambiente nessas áreas, o que pode estar refletindo em suas dinâmicas. As estruturas populacionais variaram pouco entre essas áreas, mas essas variações são potencialmente impactantes para as dinâmicas populacionais, ainda mais pelas populações se distribuírem de forma desigual entre as áreas, o que implica em que variações individuais nos parâmetros demográficos possuem pesos localmente distintos para as dinâmicas populacionais. Em conjunto, esses resultados indicam que as quatro áreas estudadas não podem ser consideradas réplicas de uma mesma amostra, mas sim quatro amostras distintas.

Não foram encontrados indícios de que a vegetação da RFMG esteja sujeita a distúrbios de médias ou grandes proporções (catastróficos). A dinâmica atual da vegetação parece ser dominada por distúrbios de pequenas proporções, como clareiras naturais, além de estresses causados por variações climáticas. As diferenças observadas entre as áreas estudadas podem então ser creditadas, principalmente, a fatores históricos anteriores à década de 1930, basicamente relacionados ao uso e ocupação de solo, e que geraram uma matriz heterogênea a partir da qual a vegetação local se desenvolveu.

CAPÍTULO 2

Os ciclos de vida de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*.

RESUMO

O ciclo de vida é a unidade fundamental de descrição de um organismo. Ecologia, genética, evolução, desenvolvimento e fisiologia convergem em seu estudo. Indivíduos nascem, crescem, maturam, se reproduzem e morrem. Os riscos de cada uma destas etapas dependem do meio ambiente e das características fenotípicas que o organismo possui para enfrentá-lo. Tais riscos se traduzem em taxas de nascimento, crescimento, maturação, fertilidade e mortalidade; as chamadas taxas vitais, que são as determinantes da dinâmica da população da espécie. Os objetivos deste capítulo são: (1) descrever e caracterizar as etapas dos ciclos de vida de *S. angustissima* e *A. anthelmia*, (2) discutir seus papéis na dinâmica da vegetação da RFMG e (3) gerar modelos destes ciclos de vida que servirão de base para os estudos das dinâmicas populacionais via modelos matriciais.

Os ciclos de vida foram modelados com base nas alturas das plantas e nas relações entre etapas de suas ontogenias e a estrutura da vegetação. As dinâmicas das plântulas das duas populações, e o esforço reprodutivo de *S. angustissima*, a única que se reproduziu no período deste estudo, foram avaliados com maior detalhamento. Foi ainda investigada a influência do regime pluviométrico nas dinâmicas das plântulas. Por fim, matrizes de transição baseadas nos modelos dos ciclos de vida foram utilizadas para calcular parâmetros relacionados ao tempo, como expectativa de vida, tempo de residência em cada classe do ciclo de vida, tempo para a maturidade, taxa reprodutiva líquida (R_0) e probabilidade de cada classe dos ciclos de vida de atingir a maturidade.

Schefflera angustissima mostrou um ciclo de vida mais longo e complexo, em parte pela presença de um banco de sementes, e também uma maior capacidade de colonizar novas áreas, pois suas plantas maturam mais cedo, têm uma maior produção de propágulos, indicada pelo maior valor de R_0 , e passam mais tempo nas classes reprodutivas. Mostrou-se ainda sensível ao regime pluviométrico, o qual parece exercer influência no recrutamento de suas plântulas. Já *A. anthelmia* mostrou características mais competitivas, um ciclo de vida mais simples e curto, e nenhuma relação aparente entre suas plântulas e o regime pluviométrico, em que pese a escassez de dados a respeito.

Schefflera angustissima parece desenvolver-se melhor em áreas secundárias menos desenvolvidas, onde a disponibilidade de recursos, particularmente energia luminosa, é maior; ao passo que *A. anthelmia* parece preferir áreas de desenvolvimento secundário mais avançado, onde suas habilidades competitivas tendem a se sobressair.

ABSTRACT

Life cycle is the fundamental unity of description of any organism. Ecology, genetics, evolution, development and physiology all converge in its study. Individuals are born, grow, mature, reproduce, and die. The risks of these events depend on the environment and on the phenotypic characteristics the individual has for dealing with it. Such risks determine the rates of birth, growth, maturation, fertility and mortality, the so-called vital rates, which are the determinants of the species' population dynamics. The objectives of this chapter are: (1) to describe and characterize the life cycle stages of *S. angustissima* and *A. anthelmia*, (2) to discuss their functions on RFMG vegetation dynamics and (3) to generate models of those life cycles for the population dynamics studies based on matrix models.

The life cycles were modeled based on the plants' heights and on the relations between the plants' ontogeny and the structure of the local vegetation. The populations' seedling dynamics and reproductive effort of *S. angustissima*, the only one that became reproductive, were evaluated in detail. The influence of the annual rain frequency on the seedling dynamics was also studied. Then, transition matrix based on the life cycle models were used for the calculation of time related parameters such as life expectancy, time expended within each of the life cycle stages, time to maturation, net reproductive rate (R_0) and the probabilities for each life cycle stage to mature.

Schefflera angustissima showed a longer and more complex life cycle, in part due to the presence of a seedling bank, and also better abilities to colonize new sites, because its plants mature earlier, have a larger propagule production, what can be seen in its higher R_0 value, and spend more time in reproductive stages. *Schefflera angustissima* is also sensitive to the annual rain frequency, which seems to influence its seedlings recruitment. On the other hand, *A. anthelmia* showed more competitive characteristics, a shorter and simpler life cycle and no apparent relation between their seedlings and the annual rain frequency, despite the lack of data about it.

Schefflera angustissima seems to develop better in less evolved secondary sites, where the availability of resources, especially luminous energy, is higher, while *A. anthelmia* seems to develop better in more evolved secondary sites, where its more competitive abilities become prominent.

INTRODUÇÃO

O ciclo de vida é a unidade fundamental de descrição de um organismo. Ecologia, genética, evolução, desenvolvimento e fisiologia convergem em seu estudo. Indivíduos nascem, crescem, maturam, se reproduzem e morrem. Os riscos de cada uma destas etapas dependem do meio ambiente e das características fenotípicas que o organismo possui para enfrentá-lo. Tais riscos se traduzem em taxas de nascimento, crescimento, maturação, fertilidade e mortalidade; as chamadas taxas vitais, que são as determinantes da dinâmica da população da espécie (Caswell 2001). Seu conhecimento é indispensável para os esforços de conservação de espécies da floresta tropical (Gomez-Pompa & Burley 1990).

O ciclo de vida de uma espécie pode ser descrito como uma estrutura, normalmente representada graficamente, que congrega todas as possíveis trajetórias que um indivíduo pode tomar em seu desenvolvimento, desde seu nascimento até a sua morte. Cada uma destas trajetórias é uma possível história de vida (de Kroon et al. 2000). Em outras palavras, mas em consonância com o que foi descrito acima, Begon et al. (1996) definem ciclo de vida como a seqüência de estádios através dos quais um indivíduo passa durante o seu desenvolvimento, de zigoto até a produção de seus descendentes; e história de vida como o padrão de crescimento, diferenciação, armazenamento e reprodução de um organismo ao longo de sua vida. As semelhanças entre essas definições ficam claras na medida em que entendemos as possíveis trajetórias apontadas por de Kroon et al. (2000) como o conjunto dos estádios do ciclo de vida mencionados por Begon et al. (1996); e a trajetória percorrida por um indivíduo entre as diferentes possibilidades de seu ciclo de vida, mencionada por de Kroon et al. (2000), como seu particular padrão de crescimento, diferenciação, armazenamento e reprodução, como referidas por Begon et al. (1996).

As espécies diferem no que diz respeito às histórias de vida que podem exibir, e

mesmo indivíduos dentro de uma mesma espécie diferem em suas opções (de Kroon et al. 2000). As plantas, portanto, podem ser classificadas de acordo com as características de suas histórias de vida, por exemplo, como anuais, bianuais, monocárpicas e policárpicas, podendo inclusive antecipar ou protelar a sua reprodução, de acordo com as condições ambientais que enfrentam (Harper & White 1974).

Para estudar e caracterizar os ciclos de vida de plantas é necessário, em primeiro lugar, definir uma variável-estado que seja capaz de representar todas as nuances das histórias de vida desses organismos, e que seja sensível às alterações que a dinâmica populacional sofre em decorrência de pressões do meio ambiente (Werner & Caswell 1977). Enfim, é necessário determinar uma variável-estado que permita dividir a população em classes de indivíduos cujos parâmetros demográficos sejam mais parecidos entre si do que com os parâmetros dos indivíduos das outras classes (de Kroon et al. 2000).

Idade, estágio de desenvolvimento e tamanho são as variáveis-estado mais utilizadas em estudos demográficos. O desenvolvimento das técnicas aplicadas à demografia se deu a partir de estudos sobre demografia humana, que tradicionalmente classificam os indivíduos por idade, sendo esta, então, a mais antiga das variáveis-estado usadas em estudos demográficos (Moloney 1986, Vandermeer 1978). Entretanto, o uso da idade às vezes é inadequado, já que nem sempre é possível determinar a idade dos indivíduos, além de que nem sempre o desenvolvimento do indivíduo é determinado por sua idade (Vandermeer 1978, Harper & White 1974). Atualmente, a idade é mais utilizada nos estudos de demografia humana e de animais (Michod & Anderson 1980, Leslie 1945), onde estas restrições ocorrem com menos frequência.

O uso de estágios de desenvolvimento como variável-estado ficou célebre no artigo de Lefkovitch (1965) que, em seu trabalho sobre dinâmica de populações do besouro *Lasioderma serricorne* (Fabricius), optou por estruturar as populações de acordo com classes

representativas do desenvolvimento ontogenético da espécie - ovo, larva, pupa e adulto -, pois acreditava que a idade não representaria de forma adequada a biologia dessa espécie. Outro exemplo de população classificada dessa maneira pode ser visto em Barot et al (1999), que trabalharam com a palmeira *Borassus aethiopium*. A classificação do ciclo de vida por meio de estádios ontogenéticos é muito interessante, na medida em que se apóia em informações biológicas diretamente relacionadas ao desenvolvimento do organismo, mas, em contrapartida, depende de informações claras sobre mudanças ontogenéticas discretas, as quais nem sempre estão disponíveis.

O uso do tamanho como variável-estado foi impulsionado pelos estudos de demografia de plantas. Como as taxas demográficas costumam ser fortemente dependentes do tamanho das plantas, na maioria dos casos é essa a variável-estado que responde melhor pela biologia da espécie (Caswell 2001, Moloney 1986, Vandermeer 1978, Werner & Caswell 1977). No caso de espécies arbóreas, o tamanho costuma ser medido pelo diâmetro do caule ou pela altura da planta.

Qualquer uma destas variáveis-estado, uma combinação entre elas ou ainda uma outra variável-estado não mencionada aqui pode ser adotada para classificar o ciclo de vida de uma espécie. A preferência, porém, deve ser dada necessariamente àquela variável-estado (ou composição) que melhor representa a biologia da espécie que está sendo estudada.

Todavia, a escolha de uma variável-estado é apenas o início do processo de descrição de um ciclo de vida. Na seqüência, é necessário definir o tamanho das classes deste ciclo. Lefkovitch (1965) definiu as classes do ciclo de vida da espécie que estudava com base em informações sobre a biologia da espécie, e este é o método mais aceito atualmente (Caswell 2001, Vandermeer 1978). Entretanto, nem sempre é possível obter informações suficientes sobre a biologia de uma espécie que permitam elaborar uma classificação discreta e completa de um ciclo de vida, já que, muitas vezes, o ciclo representa um desenvolvimento contínuo,

desde o nascimento até a morte. Nessas situações, a definição dos intervalos de classe não é simples ou elementar, e a maneira como as classes são definidas pode influenciar diretamente o cálculo de seus parâmetros demográficos. Quanto maior for o intervalo da classe, maior será a probabilidade de que inclua uma gama de indivíduos com características distintas, o que torna as estimativas dos parâmetros populacionais pouco representativas da demografia dos componentes da classe, se estes são considerados individualmente. Este problema foi chamado por Vandermeer (1978) de erro de distribuição. Por outro lado, se o intervalo de classe for muito pequeno, a amostra de indivíduos da qual serão calculados os parâmetros demográficos tende a ser muito pequena, o que aumenta a magnitude do erro de amostragem e torna a estimativa dos parâmetros populacionais menos precisa (Moloney 1986, Vandermeer 1978).

Um método matemático foi proposto por Vandermeer (1978) e posteriormente refinado por Moloney (1986), e define o número e o tamanho das classes do ciclo de vida de uma população, com base na minimização conjunta dos erros de distribuição e amostragem; mas o próprio autor aponta que o método só deve ser considerado para classificar ciclos de vida na ausência de informações biológicas pertinentes.

Segundo Enright et al. (1995), no que diz respeito à definição da estrutura de classes de ciclos de vida, há duas maneiras de tornar dois ciclos de vida comparáveis quanto a seus parâmetros demográficos. A primeira é estabelecer o mesmo número de classes para ambos, sem levar em consideração os atributos da espécie; e a segunda é definir tantos estádios quanto necessários para equalizar o tempo de residência dos indivíduos em cada um deles, para cada uma das populações a serem comparadas. No primeiro caso, a ênfase da classificação recai sobre a longevidade das espécies; já no segundo caso a ênfase se dá na taxa de crescimento das plantas. Contudo, a validade desta abordagem é questionável, na medida em que ignora informações sobre a ontogenia dos organismos, como mudanças morfológicas

discretas; e se baseia em informações difíceis de se obter a priori, como a expectativa de vida e a curva de crescimento dos indivíduos da população.

Os objetivos deste capítulo são: (1) descrever e caracterizar as etapas dos ciclos de vida de *S. angustissima* e *A. anthelmia*, (2) discutir seus papéis na dinâmica da vegetação da RFMG e (3) gerar modelos destes ciclos de vida que servirão de base para os estudos das dinâmicas populacionais via modelos matriciais.

Com base nos resultados do capítulo anterior e em informações obtidas da literatura sobre as características ecológicas das espécies sob estudo, assumem-se as seguintes hipóteses: (I) na população de *S. angustissima* predominam características de história de vida típicas de espécie heliófilas; enquanto que (II) na população de *A. anthelmia* predominam características de história de vida típicas de espécies ciófilas.

MATERIAIS E MÉTODOS

Estruturação dos ciclos de vida

As populações foram estruturadas em classes de tamanho, como sugerido por diversos autores que afirmam ser esta variável a que melhor responde pela dinâmica de plantas arbóreas (Caswell 2001, Moloney 1986, Werner & Caswell 1977). Optou-se pela altura como estimador do tamanho das plantas, pois observações em campo indicaram que esta representa a ontogenia destas espécies muito melhor do que o diâmetro de seus caules. Além da altura, foram consideradas outras informações, também baseadas em observações em campo, a respeito da ontogenia das espécies, como mudanças na morfologia de folhas e início da formação da copa, e também a respeito de relações entre as alturas das plantas estudadas e dos estratos da vegetação local.

Procurou-se, dentro do possível, estruturar as populações de forma parecida. Nesse sentido, como a maioria das informações sobre ontogenia e alterações morfológicas, especialmente aquelas que aparentavam estar relacionadas com a estratificação da vegetação local foram obtidas da população de *S. angustissima*, a estruturação da população de *A. anthelmia* acabou sendo influenciada por *S. angustissima*. Essa influência, contudo, resumiu-se à definição de limites de classes, e isso se deu apenas quando a própria população de *A. anthelmia* não foi capaz de indicá-los.

No caso da classe de sementes, como não foi possível quantificar o seu tamanho diretamente, este foi inferido com base no número de plântulas recrutadas no período. Tal estimativa levou em consideração os percentuais de sementes viáveis, o percentual de predação após a dispersão (obtido dos experimentos de remoção de sementes – capítulo 4) e o percentual de predação das sementes ainda nas infrutescências; e foi calculada da seguinte maneira:

$$N = ((p / v) / (1-ps)) / (1-pm)$$

Onde: N = número de sementes, p = número de plântulas recrutadas no período, v = percentual de sementes viáveis, ps = percentual de sementes predadas no solo e pm = percentual de sementes predadas na matriz.

Sementes

VIABILIDADE E DORMÊNCIA - A viabilidade de sementes de *S. angustissima* foi testada em dois experimentos, com 100 sementes cada, através do reagente Tetrazolium (2,3,5 – Triphenyl 2H – Tetrazolium chlorid), produzido pelo laboratório Aldrich, seguindo indicações de Delouche et al. (1976). Os testes foram feitos com sementes visivelmente bem formadas, colhidas 40 dias antes, sendo que as testas das mesmas foram removidas para facilitar a embebição. Para avaliar a existência de um período de dormência nas sementes de *S.*

angustissima, dois experimentos de germinação foram montados; em fevereiro de 2003 e em fevereiro de 2004, e acompanhados por 1 ano. Em cada experimento foram plantados 50 frutos, coletados diretamente das árvores, cada um com duas sementes. Foram selecionados apenas frutos de aspecto saudável.

Andira anthelmia não se reproduziu nas áreas estudadas durante o período de estudo, portanto não foi possível obter informações sobre suas sementes ou frutos.

PREDACÃO PRÉ-DISPERSÃO – Observou-se que alguns frutos de *S. angustissima* são perfurados ainda enquanto presos às infrutescências. O impacto que essa predação causa na oferta de propágulos foi quantificado através da determinação do percentual destes ataques em relação à oferta total de frutos.

Plântulas

De dezembro de 2001 a dezembro de 2004 as plântulas das duas espécies foram recenseadas mensalmente. Neste período, foram observados o recrutamento de novas plântulas e a morte ou transição de classe dos indivíduos amostrados.

SAZONALIDADE – Procurou-se identificar ciclos sazonais nas séries históricas de recrutamento, mortalidade e abundância das plântulas. Para tanto, foi utilizado o teste de Rayleigh para dados agrupados (Batschelet 1981). Análise semelhante foi feita por Morellato et al. (2000) em estudo sobre a fenologia de árvores da Floresta Ombrofila Densa Atlântica.

Esforço reprodutivo

ATIVIDADE - Por meio de observações feitas através de binóculos, de dezembro de 1999 a dezembro de 2000, e de março de 2002 a março de 2003, foram identificadas dentre as plantas de *S. angustissima* adultas aquelas que efetivamente entraram em processo de reprodução. Nos outros anos, foi observado apenas se havia plantas se reproduzindo.

DESENVOLVIMENTO - Foram selecionados 4 adultos reprodutivos de *S. angustissima*, que foram acompanhados de janeiro de 2002 a março de 2004, para que fosse possível descrever seu ciclo reprodutivo. O desenvolvimento de 35 inflorescências foi acompanhado diretamente da copa dessas árvores. Não foi possível acompanhar um número maior de adultos, pois dentre os que estavam se reproduzindo na época, só foi possível ter acesso à copa de 5 adultos, os 4 que foram estudados e um outro que já estava em fase de antese quando foi marcado e por isso foi abandonado, já que não seria possível acompanhar o processo desde o começo. Do início da formação das inflorescências até a entrada no período de antese, as observações foram feitas mensalmente. Do período de antese até o amadurecimento dos frutos, o acompanhamento foi feito quinzenalmente.

Ciclos de vida

Com base nos dados dos 5 anos foi construída, para cada população, uma matriz de transição média **A**. Tratando o ciclo de vida como uma cadeia de Markov, ou seja, assumindo que ao longo do tempo os eventos futuros dependem apenas do presente, e não do passado (Batschelet 1978), é possível determinar a duração de suas fases, além de outros parâmetros relacionados com a idade da planta, mesmo que o ciclo de vida não tenha sido classificado por idade (Caswell 2001).

MATRIZES DE TRANSIÇÃO - Para cada uma das populações foi construída uma matriz de transição **A_t**, quadrada e de ordem $i \times j$, com $i = j$ e representando o número de classes da população. A matriz de transição contém as probabilidades de transição de uma classe para outra, no período **t** (Caswell 2001). Para calcular os parâmetros dos ciclos de vida desejados foram utilizados os valores médios tirados dos dados anuais de 2000 a 2004. Foram construídas, portanto, matrizes de transição anuais médias (**t** = 1 ano).

Considera-se **j** como a classe de origem da planta no início do período **t** e **i** a classe de

destino dessa mesma planta no final deste período. As entradas relativas às transições foram calculadas dividindo-se o número de plantas em **ij** pelo total de plantas em **j**.

Para calcular as entradas **ij** relativas à fecundidade, assumiu-se não ser possível relacionar a semente ao adulto que a produziu. Sendo assim, a fecundidade foi calculada como $a_{1j} = F \times f_j$, onde f_j = fecundidade relativa da classe **j** e F = fecundidade média = recrutamento / soma do número de adultos em cada classe reprodutiva vezes a sua respectiva fecundidade relativa. No ciclo de vida de *A. anthelmia* foi estabelecida uma única classe reprodutiva, portanto de $f_j = 1$. Já para *S. angustissima* observou-se duas classes reprodutivas e, com base em observações de campo, estabeleceu-se arbitrariamente os fatores $f = 0,35$ para reprodutivos I e $f = 0,65$ para reprodutivos II. Os fatores de fecundidade relativa de *S. angustissima* foram determinados com base em observações de campo, quando dos estudos de fenologia e esforço reprodutivo.

AJUSTES – As informações obtidas dos censos das populações não foram suficientes para parametrizar os modelos de seus ciclos de vida. Algumas informações importantes não foram obtidas, simplesmente porque certos eventos não ocorreram durante os cinco anos de estudo. Os ajustes foram limitados à inclusão de taxas consideradas essenciais para a construção de modelos dos ciclo de vida. No caso de *S. angustissima* não havia dados sobre a mortalidade de reprodutivos II. Este é um evento importante, pois encerra o ciclo de vida das plantas, e portanto é necessária para fechar o ciclo. No caso de *A. anthelmia*, não havia dados sobre a mortalidade de reprodutivos e também sobre a transição de infantes para juvenis. A transição de infantes para juvenis é uma taxa demográfica indispensável para a modelagem do ciclo de vida, já que sem essa transição o mesmo ficaria fragmentado.

As estimativas foram feitas com base nos mesmos princípios: Foi calculada a taxa equivalente à ocorrência de um único evento, no ano seguinte, em relação ao pool de plantas da classe em questão, que tiveram oportunidade de produzir o evento nestes 5 anos; ou seja, a

soma do número de indivíduos da classe em questão nos 6 censos realizados. Essa taxa, que se encontrava na escala de 6 anos, foi ajustada para uma taxa equivalente a 5 anos, que depois foi apropriada à matriz média à qual dizia respeito.

CÁLCULOS DOS PARÂMETROS – Ao se decompor a matriz \mathbf{A} em: $\mathbf{A} = \mathbf{T} + \mathbf{F}$, onde \mathbf{F} representa as transições relacionadas à reprodução (fecundidade) e \mathbf{T} representa as demais transições, não relacionadas à reprodução, o movimento das plantas através de seu ciclo de vida será dado por \mathbf{T} . Através da matriz de transição \mathbf{T} é possível calcular a matriz fundamental \mathbf{N} :

$$\mathbf{N} = (\mathbf{I} - \mathbf{T})^{-1} \quad \text{onde } \mathbf{I} \text{ é uma matriz identidade.}$$

As informações sobre a permanência dos indivíduos em cada etapa do ciclo de vida estão contidas na matriz fundamental \mathbf{N} (Caswell 2001).

As taxas reprodutivas líquidas (R_0), que representam o número médio de sementes que irão substituir cada indivíduo ao final de seu ciclo de vida, foram extraídas de $\mathbf{R} = \mathbf{FN}$, onde R_0 corresponde ao auto valor dominante de \mathbf{R} (Caswell 2001).

Diretamente da matriz \mathbf{N} foram estimadas as médias e os coeficientes de variação dos tempos de permanência em cada classe, as expectativas de vida e os tempos que as plantas levam até sua primeira reprodução. As expectativas de vida foram estimadas com base no tempo necessário para que a população cresça a uma taxa igual a R_0 (Caswell 2001). Para obter uma estimativa do tempo médio até a maturidade, as expectativas de vida foram multiplicadas por $(\sum T_t - \sum T_r) * (\sum T_t)^{-1}$, onde T_t = soma dos tempos médios de permanência em cada uma das etapas do ciclo de vida e T_r = soma dos tempos médios de permanência nas etapas reprodutivas do ciclo de vida.

As probabilidades de atingir a maturidade foram extraídas de $\mathbf{B} = \mathbf{MN}$, onde \mathbf{M} representa as mortalidades em cada classe (Caswell 2001).

Análises similares podem ser vistas para a baleia *Orcinus orca* e para a erva *Dipsacus*

sylvestris (Caswell 2001). Nestes casos, entretanto, os parâmetros foram condicionados à sobrevivência das plantas.

Os cálculos matriciais foram feitos com o software MatLab (The Math Works, Natick, Massachusetts, EUA), enquanto que os demais cálculos, e gráficos, foram feitos com o software Excel (Microsoft Corporation).

RESULTADOS

Estruturação dos ciclos de vida

A classe de sementes foi considerada apenas para a população de *S. angustissima*, já que não foram obtidos dados sobre as sementes ou frutos de *A. anthelmia*.

A classe de plântulas foi definida de 0 a 0,50m, por ser uma altura arbitrariamente aceita para que as plantas, especialmente *A. anthelmia* esgotem suas reservas cotiledonares. No caso de *S. angustissima*, essa altura pode, ainda, ser considerada um limite, além do qual as plantas perdem suas folhas primárias de lâmina simples e passam a desenvolver apenas folhas compostas de lâmina digitada.

A classe de infantes foi definida de 0,51 a 2,00m de altura. Segundo observações de campo, nessa faixa de altura as plantas estão ainda muito susceptíveis a injúrias mecânicas, as quais podem ser identificadas pelas cicatrizes de rebrotas em seus caules.

As classes juvenil I de *S. angustissima* e juvenil de *A. anthelmia*, definidas de 2,01 a 4,50m de altura, coincidem com o limite superior médio do estrato arbustivo da comunidade.

As classes juvenil II de *S. angustissima* e pré-reprodutivo de *A. anthelmia*, definidas de 4,51 a 7,00m, e seus limites superiores coincidem com o limite superior médio da submata.

A classe pré-reprodutiva de *S. angustissima* foi definida de 7,01 a 10,50m, e equivale à

classe reprodutiva de *A. anthelmia*, definida para plantas maiores que 7,01m. Os pré-reprodutivos de *S. angustissima* têm seus limites quase idênticos ao limite superior médio descrito para o dossel, que é de 11m. É neste intervalo de altura que *S. angustissima* começa a se ramificar e formar copa.

A classe reprodutiva I de *S. angustissima*, definida de 10,51 a 13,00m, representa adultos reprodutivos, mas ainda não totalmente desenvolvidos.

A classe reprodutiva II de *S. angustissima*, composta por plantas maiores que 13m, representa adultos reprodutivos, emergentes ao dossel da mata e plenamente desenvolvidos.

Sementes

VIABILIDADE E DORMÊNCIA - O resultado dado por cada um dos testes foi 17,07% e 13,64%. Somando-se as amostras tem-se 15,29% de viabilidade para as sementes de *S. angustissima*, 40 dias após terem sido colhidas. Nenhuma semente de *S. angustissima* germinou durante os experimentos de germinação. Infelizmente, os dois experimentos de germinação foram interrompidos prematuramente, o primeiro com 11 meses e o segundo aos 6 meses.

PREDACÃO PRÉ-DISPERSÃO – Foram examinadas ao todo 708 frutos maduros, colhidos diretamente das infrutescências. Destes, 91 apresentaram perfurações em direção a uma das sementes (o fruto possui duas sementes) e apenas 1 apresentou perfurações junto às duas sementes. A taxa de predação de sementes ainda na matriz foi então de $92 / 1416 = 6,5\%$.

Plântulas

A figura 2.1 mostra as séries completas da dinâmica das plântulas de *S. angustissima*. Pode-se observar que depois de um 2002 desfavorável, o banco de plântulas se recuperou em 2003 e manteve seu nível de abundância em 2004.

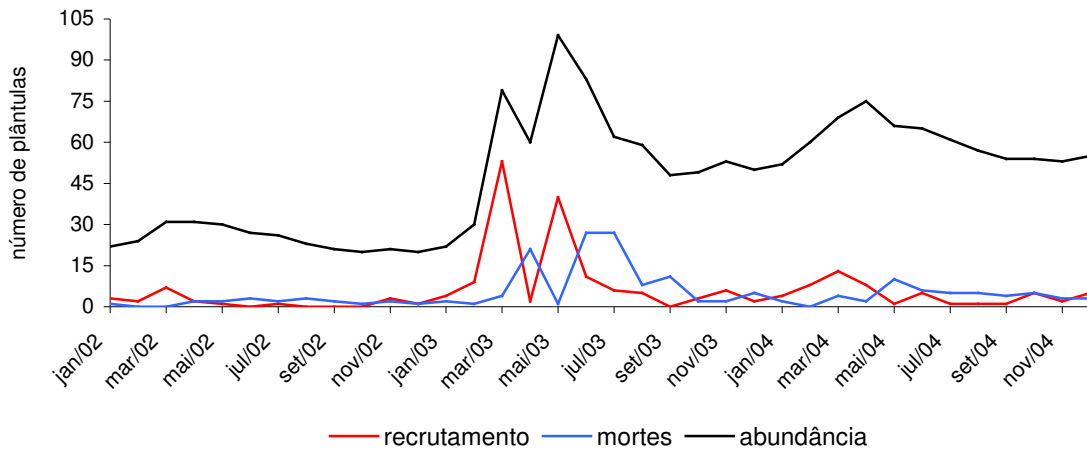


Figura 2.1. Dinâmica das plântulas de *S. angustissima*.

A figura 2.2 mostra concentração dos recrutamentos no final do verão e uma mortalidade alta no outono, com seu ápice ao redor de maio. A abundância mostra-se sensível ao comportamento destas duas séries. Destacam-se ainda a quase ausência de recrutamento no ápice do inverno e a quase ausência de mortalidade no ápice do verão.

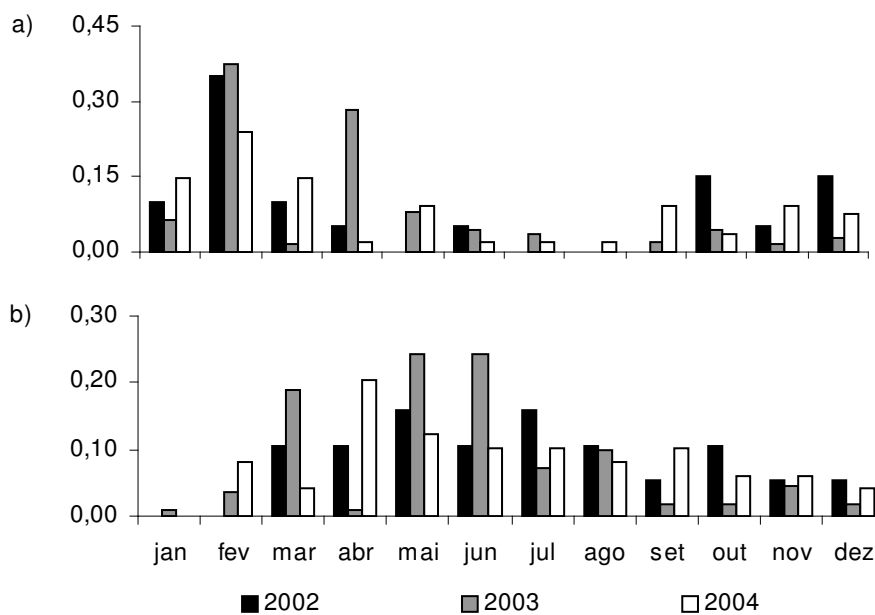


Figura 2.2. Frequências mensais de recrutamento (a), mortes (b) de plântulas de *S. angustissima*.

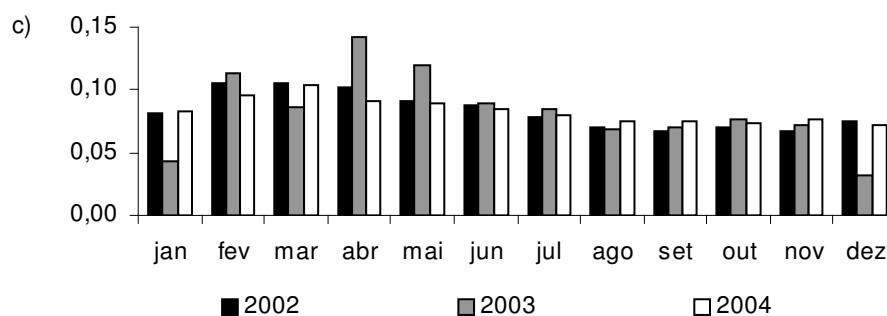


Figura 2.2. Continuação - Frequências mensais de abundância (c) de plântulas de *S. angustissima*.

SAZONALIDADE – Os testes de periodicidade não foram realizados para a área 1, pois o número de eventos nessa área foi muito pequeno. Nas outras três áreas, as análises de periodicidade das séries produzidas no estudo da dinâmica das plântulas de *S. angustissima* mostram o recrutamento e a mortalidade com comportamento sazonal nos três anos, com uma única exceção referente à mortalidade na área 2 em 2002. Por outro lado, a abundância não variou de forma significativamente sazonal em nenhuma das áreas, em nenhum dos anos em que foi estudada (tabela 2.1). O padrão predominante é o pico do recrutamento na estação chuvosa e o pico da mortalidade na estação seca. Houve uma única exceção a esse padrão, na área 2, ano de 2002, quando o pico da mortalidade, que aparece no mês seguinte ao pico do recrutamento, ocorreu no mês de dezembro, ou seja, no meio da estação chuvosa. Essa exceção, entretanto, deve ser observada com cautela, pois o número de eventos que fundamentam esse resultado foi muito reduzido.

Praticamente não aconteceram eventos relacionados à dinâmica das plântulas de *A. anthelmia* nestes três anos em que a mesma foi acompanhada mais de perto. Ao todo aconteceram apenas 1 recrutamento e 1 transição para infante, ambos em 2002.

Tabela 2.1. Testes de periodicidade referentes à dinâmica de plântulas de *S. angustissima*. Rec. = recrutamento, Mort. = mortalidade e Ab. = abundância; “n” representa o número de eventos considerados na análise, “z” é a estatística teste e “mês” representa a época de pico da série. Em destaque os valores significativos de z ao nível de significância de 5%.

Local	séries	n	2002			2003			2004		
			z	mes	n	z	mes	n	z	mes	
P2	Rec.	3	12,28	NOV	15	14,23	MAI	6	20,94	JAN	
	Mort.	3	8,19	DEZ	11	22,11	AGO	5	11,00	ABR	
	Ab.	26	0,05	-	84	0,02	-	81	0,79	-	
P3	Rec.	6	8,66	JAN	12	4,77	FEV	26	6,22	MAR	
	Mort.	4	0,62	-	4	26,39	JUN	20	3,14	AGO	
	Ab.	94	0,04	-	153	0,02	-	267	0,32	-	
P4	Rec.	11	22,58	MAR	109	15,60	ABR	21	10,04	MAR	
	Mort.	15	11,83	AGO	94	10,05	JUL	26	5,13	MAI	
	Ab.	167	1,92	-	408	1,04	-	274	0,70	-	

Esforço reprodutivo

ATIVIDADE – *Schefflera angustissima* se reproduz todos os anos, variando apenas a intensidade deste processo, tanto no que diz respeito ao número de matrizes que entram em fase reprodutiva, quanto à intensidade do esforço reprodutivo de cada matriz.

Andira anthelmia não se reproduziu nas áreas estudadas durante o período de estudo.

No período de 12/1999 a 12/2000, 30% das árvores adultas de *S. angustissima* entraram em processo reprodutivo (9 em 27). Já no período de 03/2002 a 03/2003, foram 81% (22 em 27, incluindo nestas 22 as 9 árvores que se reproduziram no período anterior).

DESENVOLVIMENTO – Das 4 árvores de *S. angustissima* acompanhadas, duas abortaram totalmente a reprodução; uma no início da formação das inflorescências e a outra já na fase de amadurecimento dos frutos. A inflorescência é uma panícula, que nas extremidades de seus ramos forma umbelas. As inflorescências têm entre 2 e 6 ramos, sendo mais comuns inflorescências com 4 ramos. Cada ramo, independentemente de eventuais subdivisões que

possua, pode chegar a formar até 20 umbelas, mas 10 é a quantidade mais freqüente. Foram observadas umbelas com até 15 botões, mas 10 parece uma estimativa mais próxima da média. Apesar dos esforços, a variabilidade no comportamento reprodutivo das árvores observadas foi tão grande que, dado o reduzido tamanho da amostra, não foi possível obter estimativas precisas do esforço reprodutivo da espécie.

Ciclos de vida

As figuras 2.3 e 2.4 representam modelos esquemáticos dos ciclos de vida de *S. angustissima* e *A. anthelmia*.

No caso de *S. angustissima* foi acrescentada a classe de sementes. As taxas apresentadas são as das matrizes médias de transição obtidas para as populações.

Para *S. angustissima* a taxa estimada com a finalidade de complementar seu modelo dos ciclos de vida foi de 1,27% de mortalidade anual para os reprodutivos II.

Para *A. anthelmia* as taxas estimadas para complementar seu ciclo de vida foram 1,96% para mortalidade anual de reprodutivos e 0,186% para transição anual de infantes para juvenis.

A taxa reprodutiva líquida (R_0) para *S. angustissima* é de 1,03, e sua expectativa de vida foi estimada em 85 anos, com o início do período reprodutivo por volta dos 41 anos.

A taxa reprodutiva líquida (R_0) de *A. anthelmia* é de 0,32, e sua expectativa de vida foi estimada em 67 anos, com o início do período reprodutivo por volta dos 50 anos.

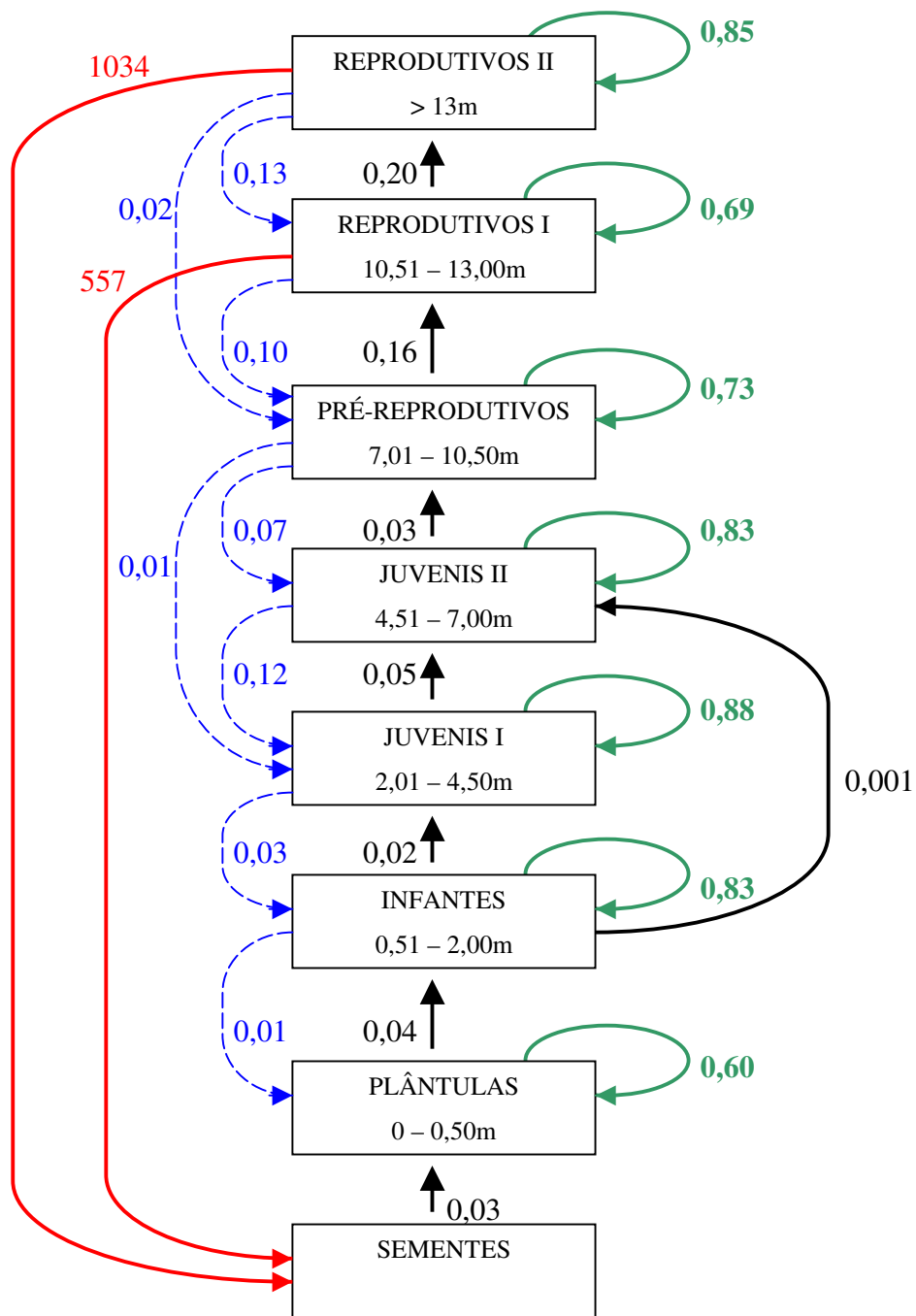


Figura 2.3. Representação do ciclo de vida de *S. angustissima*. Em vermelho a fecundidade; em verde a permanência em uma mesma classe; em preto o crescimento e em azul as regressões de classes.

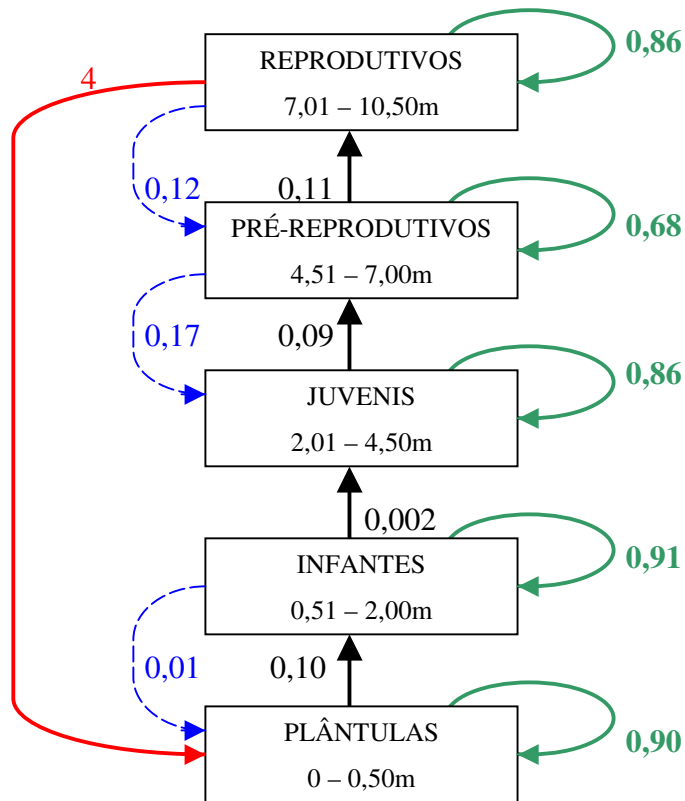


Figura 2.4. Representação do ciclo de vida de *A. anthelmia*. Em vermelho a fecundidade; em verde a permanência em uma mesma classe; em preto o crescimento e em azul as regressões de classes.

As estimativas do tempo de residência das plantas em cada uma das classes de seus ciclos de vida são apresentadas nas tabelas 2.2 e 2.3. Os tempos de residência nas classes de plântulas e infantes para *S. angustissima* são visivelmente menores, tanto em relação às etapas mais avançadas de seu ciclo de vida, como em relação aos tempos de residência de plântulas e infantes de *A. anthelmia* em seu ciclo de vida. No caso de *A. anthelmia*, as plantas parecem avançar pelas etapas de seu ciclo de vida de forma relativamente lenta e constante.

Tabela 2.2. Estimativa dos anos de permanência dos indivíduos de *S. angustissima* em cada uma das classes de seu ciclo de vida. CV = coeficiente de variação.

	SEMENTE	PLÂNTULA	INFANTE	JUVENIL I	JUVENIL II	PRÉ-REP.	REP. I	REP. II
média	1	3	9	23	31	49	61	65
cv	0,79	1,23	1,12	0,85	0,78	0,70	0,60	0,57

Tabela 2.3. Estimativa dos anos de permanência dos indivíduos de *A. anthelmia* em cada uma das classes de seu ciclo de vida. CV = coeficiente de variação.

	PLÂNTULA	INFANTE	JUVENIL	PRÉ-REP.	REP.
média	23	13	22	25	28
cv	0,68	0,95	0,77	0,74	0,66

As probabilidades que as plantas de cada classe têm de chegar à maturidade são apresentadas nas tabelas 2.4 e 2.5.

Tabela 2.4. Probabilidade de atingir a maturidade para *S. angustissima*.

SEMENTE	PLÂNTULA	INFANTE	JUVENIL I	JUVENIL II	PRÉ-REP.
> 0,001%	0,09%	0,88%	7,21%	17,17%	64,50%

Tabela 2.5. Probabilidade de atingir a maturidade para *A. anthelmia*.

PLÂNTULA	INFANTE	JUVENIL	PRÉ-REP.
0,70%	0,70%	31,51%	50,96%

DISCUSSÃO

Sementes

Apesar de os experimentos de germinação terem sido interrompidos previamente, o primeiro deles já traz resultados conclusivos quanto à presença de um banco de sementes na população de *S. angustissima*. Como não houve germinação de sementes dentro do prazo de 11 meses, de acordo com o experimento montado em 2003 (mesmo que alguma semente germinasse no 12º mês, estaria germinando já no ano seguinte, pois os experimentos foram montados nos meses de fevereiro) enquanto que os resultados dos testes de viabilidade de sementes (15% de sementes viáveis, 40 dias após a coleta) sugerem que pelo menos 15 % das mesmas eram viáveis, é possível supor que estas sementes estejam sujeitas a algum tipo de dormência por pelo menos 11 meses, o que implica na existência de um banco de sementes.

Plântulas

A dinâmica das plântulas de *S. angustissima* parece estar associada à pluviosidade local. O pico de recrutamento ocorre no trimestre mais chuvoso do ano, enquanto que praticamente não há recrutamento no ápice da estação de seca. A mortalidade cresce logo após o pico de recrutamento, ou seja, no final da estação chuvosa, início da estação seca. Este comportamento sugere a presença de um processo de mortalidade densidade-dependente e, como a mortalidade se inicia ainda na estação chuvosa, não deve estar sendo estimulada, pelo menos em primeira instância, por um déficit hídrico local. A série de abundância, como era esperado, aparenta estar sendo moldada pelos comportamentos das séries de recrutamento e mortalidade. Pelo menos em parte, o pico de recrutamento acaba sendo compensado pelo aumento na mortalidade e isso acaba suavizando as flutuações na abundância das plântulas. Provavelmente é por esse motivo que a série de abundância não mostra comportamento sazonal, apesar de tanto o recrutamento como a mortalidade serem sazonais.

Este equilíbrio entre recrutamento e mortalidade constitui outra evidência da atuação de um mecanismo de regulação de abundância. A alteração deste equilíbrio, inclusive, mostra potencial para aumentar ou diminuir, em larga escala, o ingresso de plântulas nas etapas seguintes do ciclo de vida da população.

Uma discussão mais aprofundada sobre a mortalidade de plântulas de *S. angustissima* será feita no capítulo 4, onde será avaliada a hipótese aqui levantada de que tal taxa demográfica está sujeita a um processo densidade-dependente.

Ciclos de vida

AJUSTES – A mortalidade de adultos de espécies arbóreas freqüentemente não é registrada no levantamento de dados de estudos demográficos, provavelmente por tratar-se de um evento raro e pelas amostras serem muito pequenas quando comparadas à duração do ciclo de vida destas espécies. Enright & Watson (1991) não observaram nenhuma morte de adultos jovens na população de *Araucaria cunninghamii*, durante os sete anos em que a mesma foi acompanhada, na Nova Guiné. Piñero et al (1984) não observaram nenhuma morte de reprodutivos em qualquer das seis populações da palmeira *Astrocarium mexicanum*, que também foram acompanhadas por sete anos, no México. Para corrigir os ciclos de vida de suas espécies, ambos os autores estabeleceram, arbitrariamente para os adultos, a taxa de mortalidade em 1% ao ano.

O método de inferir a taxa de mortalidade de reprodutivos (reprodutivos II, no caso de *S. angustissima*), supondo a morte de 1 indivíduo no ano seguinte, aqui adotado, também é arbitrário, e possui o viés de produzir taxas de mortalidade excessivamente altas. As maiores taxas de mortalidade possíveis seriam aquelas obtidas supondo-se a morte de todas as plantas da classe de reprodutivos no ano seguinte, o que é considerado muito pouco provável, já que nenhuma delas morreu ou mostrou graves sinais de senescência nestes últimos cinco anos. Por

outro lado, as menores taxas de mortalidade possíveis seriam aquelas correspondentes à morte de um único indivíduo em tempo futuro, ou seja, uma taxa de mortalidade (t_m) $\rightarrow 0$ para $t \rightarrow \infty$. Definindo o “ano seguinte” como $t = 1$, o método de estimativa utilizado tende a produzir resultados mais altos do que a taxa real, já que, com base no que foi observado nestes últimos cinco anos, é mais provável que ocorra uma única morte em tempo futuro distante, na direção de $t \rightarrow \infty$, e, portanto, taxas menores do que as que foram obtidas.

Apesar do viés, o método de estimação baseado na morte de um único indivíduo em $t = 1$ foi escolhido basicamente por produzir uma estimativa diretamente de dados empíricos. A opção por simplesmente atribuir uma taxa de mortalidade de 1% não considera as informações obtidas diretamente das populações. Além do mais, as estimativas obtidas não se desviaram muito do que se encontra na literatura referente à mortalidade de adultos de espécies arbóreas (Korning & Balslev 1994, Manokaran & Kochummen 1987, Swaine et al. 1987a, Primack et al. 1985). No mais, supor a morte de um único indivíduo em $t = 1$ ou qualquer outro t , sendo $1 < t \rightarrow \infty$ é mera especulação, pois não existem informações objetivas que apontem no sentido de uma destas opções em detrimento da que foi utilizada.

A opção por fazer a inferência da taxa de transição de infantes para juvenis no ciclo de vida de *A. anthelmia*, também baseada em um evento (ou seja, uma única transição) em $t = 1$, por outro lado, parece estar livre de viés. Aparentemente foi uma fatalidade não ter sido observada nenhuma transição entre essas classes. Já no primeiro senso havia duas plantas próximas do limite de altura entre as classes (2m), uma a 29cm da marca e a outra a 31cm. Outras plantas infantes cresceram nestes cinco anos mais do que 30cm, ou mais de 20%, o que teria resultado na transição destas duas plantas. Observando-se isso e considerando-se que no último censo foram detectadas uma planta com 1,84m e outra com 1,74m, pode-se supor que a primeira transição de classe não deve ocorrer muito distante de $t = 1$. Sendo assim, a estimativa obtida foi considerada satisfatória.

Outra opção para evitar ter de estimar essa taxa de transição teria sido deslocar o limite entre as classes. Essa hipótese, contudo, foi logo abandonada. Para evitar o processo de estimação, o limite entre estas classes teria de ser deslocado em mais de 1m. Mas isso criaria uma assimetria muito grande entre estas classes e submeteria uma delas a um maior erro de distribuição e a outra a um maior erro de amostragem (sensu Vandermeer 1978). Além disso, as comparações com a população de *S. angustissima* ficariam prejudicadas.

CARACTERÍSTICAS - A diferença mais nítida entre os ciclos de vida das duas espécies é a presença da fase de sementes no ciclo de *S. angustissima*. Infelizmente não foi possível avaliar a relevância desta classe para *A. anthelmia*, já que esta espécie não se reproduziu nas áreas de estudo. Entretanto, apesar da falta de dados, é possível supor que as sementes de *A. anthelmia* nem mesmo poderiam ser incluídas no modelo de seu ciclo de vida. Lorenzi (1998) afirma que as sementes desta espécie germinam em até 35 dias depois de plantadas, sem qualquer tipo de tratamento prévio. Desta forma, não poderiam constituir uma classe em um ciclo de vida modelado com base em períodos de 1 ano. Caswell (2001) sustenta que a inclusão desta classe nestas condições significaria o acréscimo artificial de um ano no ciclo de vida da população. Nestas condições, o correto mesmo é iniciar o ciclo pela classe de plântulas (Enright & Watson 1991), como foi feito neste trabalho. Na prática, isso significa que as sementes tornam-se irrelevantes para o modelo, na medida em que sua influência na dinâmica populacional acaba sendo projetada para a classe de plântulas. Assim sendo, a ausência da classe de sementes no ciclo de vida de *A. anthelmia* não deve provocar distorções ou vieses nas análises subsequentes.

Schefflera angustissima demonstra ter vantagem comparativa na competição pela colonização de novos espaços. Suas plantas maturam mais cedo, têm uma maior produção de propágulos, indicada pelo maior valor de R_0 , e passam mais tempo nas classes reprodutivas.

Por outro lado, *A. anthelmia* parece ser mais resistente a estresses ambientais no

período de estabelecimento das plântulas, pois suas plântulas têm maiores probabilidades de atingir a maturidade. Isso se deve, provavelmente, às menores taxas de mortalidade para esta classe, quando comparadas às plântulas de *S. angustissima*. Devido à importância relativa das plântulas para ambas as populações, dada a abundância de indivíduos que essas classes concentram e, também, à maior susceptibilidade a fatores geradores de mortalidade, como a queda de galhos e árvores, a mortalidade virtualmente inexistente apresentada por *A. anthelmia*, quando comparada à mortalidade de 36% de *S. angustissima* (valores deduzidos das figuras 2.3 e 2.4) torna-se uma vantagem comparativa considerável.

Essa vantagem de *A. anthelmia* na tolerância de estresses ambientais não é constante, mas pode ser considerada consistente. Apesar de apresentarem uma taxa de mortalidade maior, os infantes de *S. angustissima* possuem uma taxa de crescimento maior, o que acaba sendo compensador e lhes confere uma probabilidade de atingir a maturidade 18 pontos percentuais maior do que a dos infantes de *A. anthelmia*. A partir daí, se comparadas as classes de tamanhos equivalentes (juvenil de *A. anthelmia* com juvenil I de *S. angustissima*, e pré-reprodutivos de *A. anthelmia* com juvenil II de *S. angustissima*), *A. anthelmia* apresenta maiores probabilidades de atingir a maturidade. Isso parece ser reflexo das maiores somas de mortalidade e regressão de classes de *S. angustissima*, e não de maiores taxas de crescimento de *A. anthelmia*.

Os padrões de história de vida e as características morfológicas de *S. angustissima* e de *A. anthelmia* se encaixam razoavelmente bem nos padrões r e K descritos por Pianka (1970), mas não nos padrões C-S-R propostos por Grime (1977).

Com base nos conceitos de seleção r e seleção K propostos por MacArthur & Wilson (1967), Pianka (1970) deduziu uma série de características que permitiriam a classificação de uma espécie em um desses grupos. O sistema $r - K$ poderia então ser visto como um contínuo ao longo do qual uma espécie pode ser classificada. O extremo r , um ambiente onde não

existe competição, favoreceria o investimento em reprodução e seria caracterizado pela presença de plantas de pequeno porte (baixo investimento em biomassa), com uma maciça produção de propágulos também de pequeno porte. O extremo *K*, um ambiente onde os recursos são escassos e a competição é extrema, favoreceria investimentos em aumento na eficiência de utilização dos recursos naturais, o que aumentaria a taxa de sobrevivência da espécie, e seria caracterizado por plantas de grande porte e que produziriam poucos propágulos, também de grande porte (Pianka 1970). O maior porte dos propágulos estaria relacionado a um maior investimento em reservas para a semente, no intuito de aumentar a taxa de sobrevivência das plântulas delas geradas.

Considerando as características dos habitats *r* e *K* como descritas por Pianka (1970), tanto *A. anthelmia* como *S. angustissima* devem ser classificadas como espécies *K*, já que vivem em um ambiente de clima relativamente estável e previsível (de acordo com o que foi inferido no capítulo anterior), onde a competição, no mínimo por luz, é típica.

No que se refere às características esperadas para as plantas *r* e para as plantas *K*, *A. anthelmia* sustenta sua classificação como espécie *K*, já que se trata de uma planta de grande porte, que produz poucos propágulos, de grande porte (Lorenzi 1998), e cuja população varia pouco em tamanho. Já a classificação de *S. angustissima* é mais controversa. Trata-se de uma planta de grande porte, o que a caracterizaria como espécie *K*, mas produz uma quantidade muito grande de propágulos de pequeno porte; característica mais próxima de espécies *r*. Considerando-se seu banco de sementes, sua população sofre uma considerável variação de tamanho, se bem que não na magnitude que se imaginaria para uma espécie *r* típica.

Em suma, *A. anthelmia* pode ser classificada como uma espécie *K* típica, sensu Pianka (1970), enquanto que *S. angustissima* poderia ser classificada como uma espécie *K* intermediária, posicionada um pouco mais deslocada rumo ao extremo *r* do gradiente *r* – *K*.

Quanto ao sistema C-S-R, é difícil inferir a característica do hábitat onde as populações foram amostradas, segundo os critérios de Grime (1970). Como a área não é sujeita a grandes catástrofes, naturais ou de origem antrópica, apenas as formações de clareiras naturais podem ser consideradas como distúrbios capazes de remover biomassa. Mas é difícil avaliar qual é a relevância dessas clareiras naturais para as espécies estudadas. Como seus portes normalmente são pequenos (menores que 100m² na maioria dos casos, de acordo com o que se observou em campo) uma ou ambas as populações podem nem mesmo ser sensíveis a essas perturbações.

De qualquer forma, com base nos parâmetros calculados para os ciclos de vida, *A. anthelmia* se encaixa melhor na descrição de tolerante ao estresse (S), pois algumas características previstas por Grime (1970) para espécies S conferem com o que se observa em *A. anthelmia*: folhas coreáceas, variação na forma de vida (alguns indivíduos assumem aspecto arbustivo em decorrência das inúmeras rebrotas que se desenvolvem de sua base) e baixa taxa de crescimento. Entretanto, outras características não conferem: o modelo prevê a perenidade das folhas, mas a espécie é decídua, o modelo prevê uma alta expectativa de vida, mas a estimativa de 67 anos obtida não é considerada muito alta para árvores, e o modelo prevê ainda ausência de sazonalidade do esforço reprodutivo, enquanto que a literatura sugere que a espécie tem reprodução sazonal (Lorenzi 1998). As diferenças em relação aos demais grupos propostos por Grime (1970), Competitivas (C) e Ruderais (R) são ainda maiores.

A priori, *S. angustissima* se encaixaria no grupo C, favorecido em habitats sujeitos a baixas intensidades de perturbações. Dentre as características dessa população, apenas a presença de folhas mesófilas e a relativamente maior taxa de crescimento (observada em dois destes cinco anos, como será visto no capítulo 6) nitidamente concordam com o modelo C de Grime (1970). Em clara contradição, o modelo prevê sazonalidade no esforço reprodutivo, mas a população apresenta esforço reprodutivo contínuo, e o modelo prevê intensa formação

de liter, mas pouco se observa em campo. As diferenças em relação ao grupo de ruderais, favorecidas por habitats sujeitos a altas intensidades de perturbações, são ainda maiores, e nem mesmo o hábito arbóreo é previsto para este grupo.

Whitmore (1989) comenta uma série de características que definiriam o que chamou de os dois principais grupos de árvores tropicais. O primeiro grupo, chamado “clímax”, compreenderia espécies tolerantes à sombra (em diferentes graus, mas sempre mais tolerantes do que os componentes do outro grupo), de crescimento lento, madeira escura e densa, e reprodução via um pequeno número de grandes sementes, as quais são detentoras de grandes reservas de nutrientes. O segundo grupo, denominado “pioneiras”, seria caracterizado por espécies de baixa tolerância à sombra, e por isso chamadas também de heliófilas. Tais espécies apresentariam crescimento rápido, madeira clara e pouco densa, e reprodução via grande número de sementes pequenas. No que diz respeito à reprodução e às características da madeira, *S. angustissima* poderia ser classificada como uma espécie pioneira, conseqüentemente heliófila, enquanto que *A. anthelmia* poderia ser classificada como uma típica espécie clímax.

Considerando-se as semelhanças e as diferenças entre o que é proposto por Pianka (1970), por Grime (1970) e por Whitmore (1989) e o que se observou sobre as auto-ecologias de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*, conclui-se que a melhor opção é estabelecer uma classificação relativa entre elas. Assim, na área da RFMG onde as populações foram amostradas, *S. angustissima* pode ser classificada como heliófila e melhor adaptada a ambientes em regeneração, incluindo-se aí clareiras, onde o dossel é menos compacto; enquanto que *A. anthelmia* pode ser classificada como mais tolerante à sombra, e típica de estádios sucessionais mais avançados, onde as pressões competitivas são mais intensas.

Existe uma forte evidência em favor desta classificação. A área quatro, descrita no capítulo anterior, é a que possui as menores densidade e área basal de plantas de $DAP \geq 5\text{cm}$,

além de estar sujeita a uma redução sazonal na cobertura de seu dossel. Sendo assim, pode ser considerada a área que recebe o maior aporte de radiação luminosa ao longo de todo o ano. De fato, nessa área encontram-se 55% dos indivíduos de *S. angustissima* e apenas 1% das plantas de *A. anthelmia*. Já a população de *A. anthelmia* concentra 39 % de suas plantas na área 2, a de maior área basal, sendo que valores maiores de área basal são indicativos de estádios sucessionais mais avançados (Brown & Lugo 1990).

CONCLUSÕES

Schefflera angustissima mostrou um ciclo de vida mais longo e complexo, particularmente pela presença de um banco de sementes, e também uma maior capacidade de colonizar novas áreas, pois matura mais cedo, suas plantas produzem quantidades muito maiores de propágulos, e permanecem mais tempo em fases reprodutivas. Mostrou-se ainda sensível ao regime pluviométrico, o qual parece ter influência no recrutamento de suas plântulas. Já *A. anthelmia* mostrou características mais competitivas, um ciclo de vida mais simples e curto, e nenhuma relação aparente entre suas plântulas e o regime pluviométrico, em que pese a escassez de dados a respeito.

Schefflera angustissima parece desenvolver-se melhor em áreas secundárias menos desenvolvidas, onde a disponibilidade de recursos, particularmente energia luminosa, é maior; ao passo que *A. anthelmia* parece preferir áreas de desenvolvimento secundário mais avançado, onde suas habilidades competitivas tendem a se sobressair.

CAPÍTULO 3

Padrões espaciais nas populações de *S. angustissima* e de

A. anthelmia.

RESUMO

Padrões espaciais em populações de plantas são gerados por diferentes fatores ecológicos, como dispersão de propágulos, heterogeneidade ambiental e competição, inter e intraespecífica. Atuando por vezes em conjunto, e de forma localizada, estes fatores podem provocar respostas localmente distintas das taxas demográficas, resultando em padrões na distribuição espacial das populações. Estes padrões, por sua vez, influenciam as dinâmicas populacionais, pois alteram as densidades locais e, conseqüentemente, as interações competitivas. Estes padrões espaciais podem também se alterar ao longo do desenvolvimento ontogenético das plantas. Quando essa mudança ocorre no sentido de reduzir o grau de adensamento da população, configura evidência de regulação da abundância via mortalidade densidade-dependente. O objetivo deste capítulo é procurar indícios de processos ecológicos que possam estar influenciando as dinâmicas de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*, particularmente mecanismos densidade-dependentes de regulação de suas abundâncias.

Assumiu-se, a priori, que os padrões de dispersão e de associação entre as populações foram gerados por algum tipo de processo estocástico. Estes padrões foram então caracterizados pelas funções $K(d)$ e $g(d)$, que expressam as características de segunda ordem de tais processos. Foram avaliados os padrões de dispersão das populações como um todo e em particular de grupos definidos como jovens e adultos. Os testes de associação se resumiram às relações entre jovens e adultos da mesma espécie.

Os resultados obtidos para *S. angustissima* mostraram uma tendência de mudança de uma dispersão agregada nos estádios iniciais do ciclo de vida da espécie para uma distribuição aleatória em seus estádios finais. Mostraram também tendência de repulsão entre plantas adultas e plantas jovens. Os resultados para *A. anthelmia* não foram conclusivos, mas não destoam do que foi visto para *S. angustissima*.

Os padrões espaciais observados sugerem que *S. angustissima* está sujeita à regulação de sua abundância em decorrência de mortalidade densidade-dependente. Essa mortalidade parece resultar de competição intraespecífica que aparenta ser assimétrica, onde os adultos levam vantagem e podem até mesmo excluir jovens de sua zona de influência. A densidade relativamente menor de *A. anthelmia* aparentemente dificultou que as análises explicitassem os padrões espaciais de sua população, mas o pouco que pode ser visto está de acordo com o que foi descrito para *S. angustissima*.

ABSTRACT

The spatial patterns of plant populations are usually generated by different ecological factors, as propagule dispersion, environmental heterogeneity and inter and intraespecific competition. These factors, acting frequently together and in a localized manner, can cause locally distinct demographic rate responses, resulting in the populations' distribution patterns. These patterns, in turn, influence the populations' dynamics because they change the local densities and, as a consequence, the competitive interactions. These spatial patterns can also change along the plants' ontogenetic development. When it also reduces the degree of population clumping, it configures evidence of abundance regulation via density-dependent mortality. The objective of this chapter is to seek for evidence of ecological processes that might influence the dynamics of *S. angustissima* and *A. anthelmia*, particularly density-dependent mechanisms of plant abundance regulation.

The populations' patterns of dispersion and association are credited to any kind of stochastic process. These patterns were then described by $K(d)$ e $g(d)$ functions, which express the second order characteristics of such processes. The spatial patterns of youngsters, adults and whole populations were studied. The association patterns between youngsters and adults of the same species were also studied.

Results showed that *S. angustissima* has a tendency to change from a clumped pattern in its initial life cycle stages to a random pattern in its late life cycle stages. A tendency for the repulsion between youngsters and adults was also clear. The results for *A. anthelmia* were not conclusive, although, they do not disagree with those seen for *S. angustissima*.

The analyses suggest that *S. angustissima* is subject to a regulation of its abundance by density-dependent mortality. This mortality seems to result from asymmetric intraspecific competition, where adults take advantage and can even exclude the younger plants from its vicinity zone. The relatively lower density of *A. anthelmia* made it difficult to evaluate its population spatial patterns, although the results seem to agree with the *S. angustissima*'s patterns.

INTRODUÇÃO

As plantas se distribuem na natureza de forma fragmentada e em diferentes escalas. Quando essa distribuição possui uma certa previsibilidade, a ponto de poder ser descrita quantitativamente, pode ser chamada de padrão espacial. Dispersão, um conceito intrinsecamente ligado ao de padrões espaciais, diz respeito especificamente a um arranjo de pontos em um plano (Dale 2002).

Basicamente, são três os tipos de padrões de dispersão esperados para populações de plantas: aleatório, agregado e sobre-disperso; este último também conhecido, inadequadamente, como regular (Dale 2002). Quando as distribuições de diferentes grupos de plantas são comparadas em uma mesma área, estes grupos podem ser independentes entre si ou podem estar associados, positiva ou negativamente (Diggle 2003, Dale 2002).

Em populações de plantas os padrões espaciais são gerados por diferentes fatores ecológicos, como síndrome de dispersão de propágulos (Nathan & Muller-Landau 2000, Bolker & Pacala 1999, 1997), heterogeneidade ambiental (Perry et al. 2002, Barot et al. 1999), competição interespecífica (Perry et al. 2002, Bolker & Pacala 1999, Yokozawa et al. 1998) e competição intraespecífica (Perry et al. 2002, Weiner et al. 2001, Bolker & Pacala 1999, Antonovics & Levin 1980).

A dispersão de propágulos costuma formar agregados de diásporos em torno ou próximos das plantas matrizes (Nathan & Muller-Landau 2000, Stoyan & Penttinen 2000, Bolker & Pacala 1999, 1997), o que tende a resultar em agregados de plântulas, de maior ou menor intensidade.

A heterogeneidade ambiental, que normalmente diz respeito a variações nas características do solo, no microclima e na topografia, está principalmente relacionada com a disponibilidade de sítios adequados à germinação de sementes e ao recrutamento de plântulas

(Barot et al. 1999). Desta forma, costuma influenciar na formação de agregados de plantas (Stoyan & Penttinen 2000).

A competição interespecífica tende a gerar associações negativas entre as espécies, e seu impacto na distribuição das populações dependerá dos padrões espaciais destas espécies antes de entrarem em processo de competição (Stoyan & Penttinen 2000, Bolker & Pacala 1999).

A competição intraespecífica, quando intensa, tende a formar padrões regulares, pois é fato gerador de mortalidade densidade-dependente (Weiner et al. 2001, Stoyan & Penttinen 2000, Barot et al. 1999, Antonovics & Levin 1980). Na realidade, as plantas não respondem diretamente à densidade de suas populações, mas sim à competição por recursos com seus vizinhos mais próximos (Begon et al. 1996, Antonovics & Levin 1980).

Apesar da controvérsia sobre a importância que fatores extrínsecos à dinâmica populacional têm na determinação da abundância de populações (Antonovics & Levin 1980, Alvarez-Buylla 1994, Berryman et al. 2002), são os fatores internos à dinâmica populacional, como os densidade-dependentes, que respondem pela regulação desta abundância, o que os torna essenciais para a sobrevivência futura dessas populações (Murdoch 1994).

Atuando muitas vezes em conjunto e de forma localizada, os diferentes fatores ecológicos podem provocar respostas localmente distintas das taxas de sobrevivência e de fecundidade dos indivíduos que compõem uma população, o que resultará em padrões na distribuição espacial destas plantas. Estes padrões, por sua vez, influenciam as dinâmicas populacionais, já que alteram as densidades locais e, conseqüentemente, as interações competitivas intra e interespecíficas (Bolker & Pacala 1997).

Os padrões de dispersão podem também se alterar ao longo das etapas do desenvolvimento ontogenético das plantas. O que se verifica, então, “in situ”, são classes de indivíduos, em fases distintas de sua ontogenia, com diferentes padrões de dispersão. Quando

essa mudança ocorre no sentido de reduzir o grau de adensamento das plantas ao longo das etapas de seu ciclo de vida, pode ser entendida como uma evidência de regulação da abundância populacional via mortalidade densidade-dependente (Stoll & Bergius 2005, Barot et al. 1999, Antonovics & Levin, 1980). Uma outra evidência deste processo, que reforça a hipótese da existência deste tipo de mecanismo regulador, é a constatação de associação negativa entre plantas jovens e adultas (Barot et al. 1999).

Desta forma, o estudo de padrões espaciais tornou-se essencial para que se obtenha um melhor entendimento da ecologia de populações (Liebhold & Gurevitch 2002). Quando baseadas em dados empíricos, as análises destes padrões podem sugerir hipóteses que possam, posteriormente, ser verificadas por meio de experimentos (Dale 2002, Perry et al. 2002).

O objetivo deste capítulo é procurar por indícios de processos ecológicos que possam estar influenciando as dinâmicas de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*, particularmente mecanismos densidade-dependentes de regulação da abundância das populações.

Tomando por base o que foi levantado até então sobre as características ecológicas das populações sob estudo assumem-se as hipóteses: (I) *S. angustissima* forma agregados de plântulas e tem suas plantas adultas distribuídas de forma sobredispersa devido à atuação de mecanismos de mortalidade densidade-dependente ao longo de sua ontogenia; (II) *A. anthelmia* possui distribuição agregada de plântulas e distribuição aleatória nas demais etapas de seu ciclo de vida, mas não mostra interferência de mecanismos de mortalidade densidade-dependente, já que sua população é naturalmente menos densa.

MATERIAIS E MÉTODOS

Coleta de dados

Foram definidas como jovens todas as plantas de altura superior a 50cm e inferior a 2m. Desta forma buscou-se evitar amostrar plântulas, já que estas ainda não são totalmente dependentes das condições ambientais, e também plantas de tamanho intermediário, já que sua presença poderia confundir a análise comparativa com os adultos. Como adultos foram definidas todas as plantas de altura igual ou superior a 10,5m, para *S. angustissima*, e altura igual ou superior a 7m, para *A. anthelmia*, o que corresponde ao grupo de plantas reprodutivas dessas populações.

As distâncias entre plantas foram tomadas, por trena, como coordenadas cartesianas; tendo por referência um dos vértices das parcelas de 50x50m que encerram cada uma das áreas estudadas.

Análise estatística

Foi assumida, a priori, a independência entre as quatro áreas estudadas.

As plantas foram consideradas como pontos dentro de suas respectivas áreas, sendo também entendidas como eventos gerados por algum tipo de processo estocástico. As análises foram feitas com base em funções $K(d)$ de Ripley, que expressam as características de segunda ordem de tal processo estocástico (Diggle 2003, Stoyan & Penttinen 2000, Barot et al. 1999, Pélissier 1998, Ripley 1977) e por funções de correlação-pareada $g(d)$, capazes de apresentar as mesmas informações que $K(d)$ (Stoyan & Penttinen 2000, Pélissier 1998, Stoyan & Stoyan 1994). Estas análises se fundamentam nos pressupostos de que os padrões espaciais a serem analisados foram produzidos por processos estocásticos estacionários e isotrópicos. Um processo estacionário é aquele cujas propriedades não se alteram frente a

translações no tempo, e a isotropia diz que estas mesmas propriedades não se alteram quando o padrão é avaliado em diferentes direções.

Nas análises univariadas, relativas aos padrões de dispersão, a função $K(d)$ se baseia no número de vizinhos localizados a uma distância d de cada evento (Diggle 2003) e a função $g(d)$ se baseia nas distâncias d entre cada evento e seus vizinhos (Pélissier 1998, Stoyan & Stoyan 1994).

Nas análises bivariadas, relativas aos padrões de associação, a função $K_{ij}(d)$ se baseia no número de vizinhos j localizados a uma distância d de cada evento i (Diggle 2003) e a função $g_{ij}(d)$ se baseia nas distâncias d entre cada evento i e seus vizinhos j (Pélissier 1998).

Para cada uma das funções $K(d)$ e $g(d)$ calculadas foi produzido um envelope de confiança com nível de significância de 0,05. Cada envelope foi construído com base em 10.000 simulações de Monte Carlo (Diggle 2003).

Para os testes de dispersão a hipótese nula é a de completa aleatoriedade espacial, e as hipóteses alternativas são agregação ou sobre-dispersão. Já os testes de associação buscaram identificar se plantas definidas como jovens estão associadas a plantas definidas como adultas. A hipótese nula neste caso é a da independência dos conjuntos de dados, o que significa supor que as distribuições destes conjuntos foram geradas por processos diferentes (Diggle 2003), e as hipóteses alternativas são atração ou repulsão.

$K(d)$ e $g(d)$ indicam agregação/atração quando apresentam valores maiores que o limite superior do envelope de confiança. No caso de $K(d)$, isso significa que o número de eventos localizados a cada distância d foi maior do que seria esperado em um padrão aleatório. No caso de $g(d)$ isso significa que as distâncias d são mais frequentes do que seria esperado em um padrão aleatório (Stoyan & Penttinen 2000, Pélissier 1998, Stoyan & Stoyan 1994). $K(d)$ e $g(d)$ indicam sobre-dispersão/repulsão para valores menores do que o limite inferior do envelope de confiança. No caso de $K(d)$, isso significa que o número de eventos

localizados a cada distância d foi inferior ao que seria esperado em um padrão aleatório. No caso de $g(d)$ isso significa que o número de distâncias próximas a d é menos freqüente do que seria esperado em um padrão aleatório (Stoyan & Penttinen 2000, Pélissier 1998).

Os padrões expostos pelas análises foram considerados consistentes quando evidentes em $K(d)$ e não contrapostos pelos resultados de $g(d)$. A opção por basear a análise na função $K(d)$ foi tomada apenas por esta ser mais difundida. A função $K(d)$, que originalmente é exponencial, foi linearizada para $L(d) = (K(d)/\pi)^{1/2}$ (Stoyan & Penttinen 2000), e para as visualizações gráficas utilizou-se $L(d) - d$, pois desta forma obtém-se a hipótese nula como uma função constante de valor 0 (Pélissier 1998).

As análises foram conduzidas com o software ADE-4 (Thioulouse et al. 2001) e os gráficos produzidos com o software Microsoft Excel 2000 (Microsoft Corporation). ADE-4 utiliza-se do método proposto por Ripley (1977) para corrigir efeitos de borda.

RESULTADOS

Schefflera angustissima

As distribuições da população, e mesmo das classes de jovens e de adultos, nas áreas avaliadas não se desviam substancialmente dos pressupostos de estacionariedade e isotropia, necessários às análises por meio de funções $K(d)$ e $g(d)$ (figura 3.1).

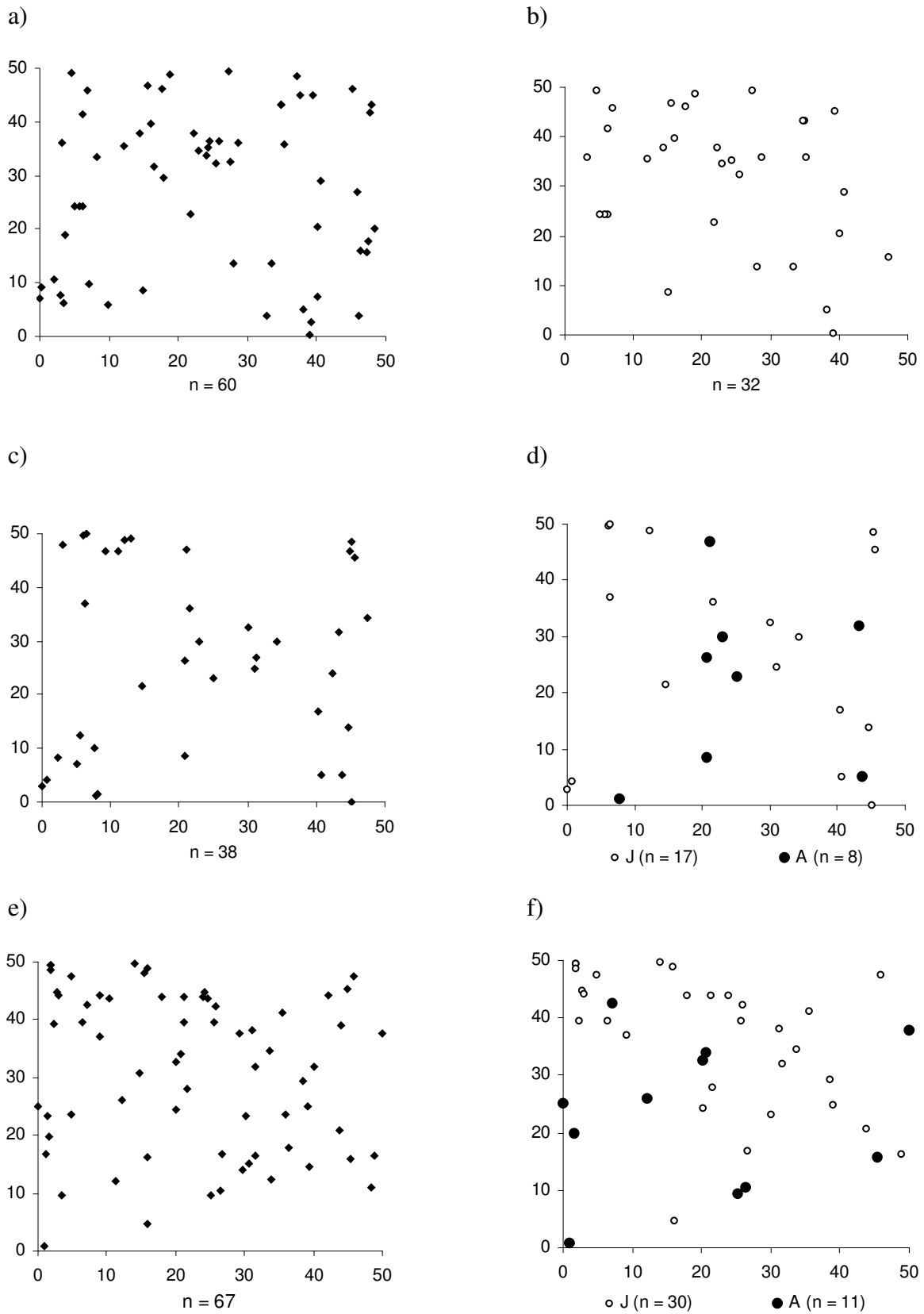


Figura 3.1. Padrões espaciais de *S. angustissima*. (a) Área 1: dispersão da população. (b) Área 1: dispersão de juvenis(j). (c) Área 2: dispersão da população. (d) Área 2: dispersão de adultos e juvenis. (e) Área 3: dispersão da população. (f) Área 3: dispersão de adultos e juvenis.

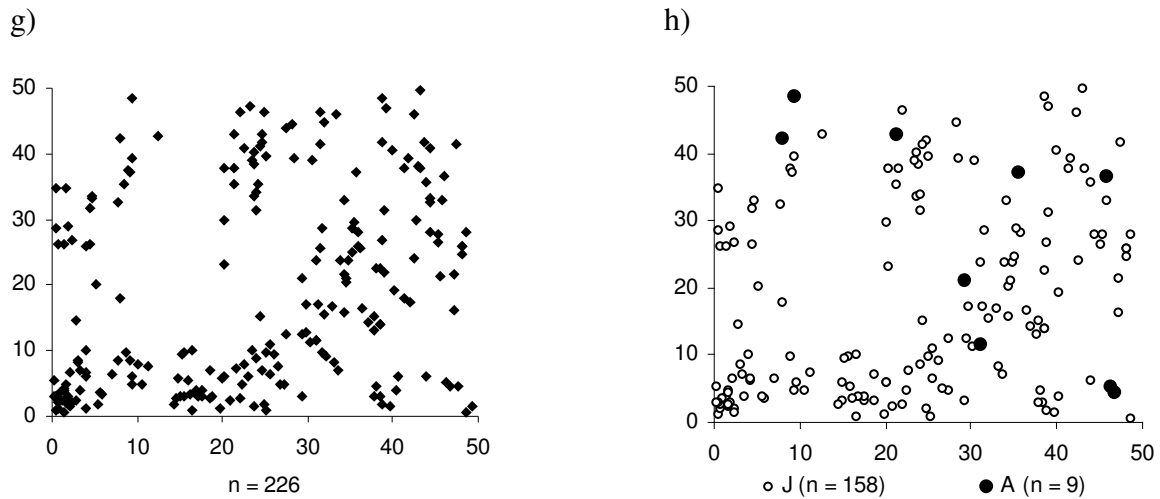


Figura 3.1. Padrões espaciais de *S. angustissima* - continuação - (g) Área 4: dispersão da população. (h) Área 4: dispersão de adultos e juvenis.

Na área 1 não havia plantas nas classes reprodutivas quando a análise foi feita. A população como um todo se mostra agregada em escala de 2 a 6 metros, e particularmente a 3 metros (figura 3.2 a-b); mas quando são consideradas apenas as plantas jovens, o padrão agregado se explicita aos 15 metros (figura 3.2 c-d).

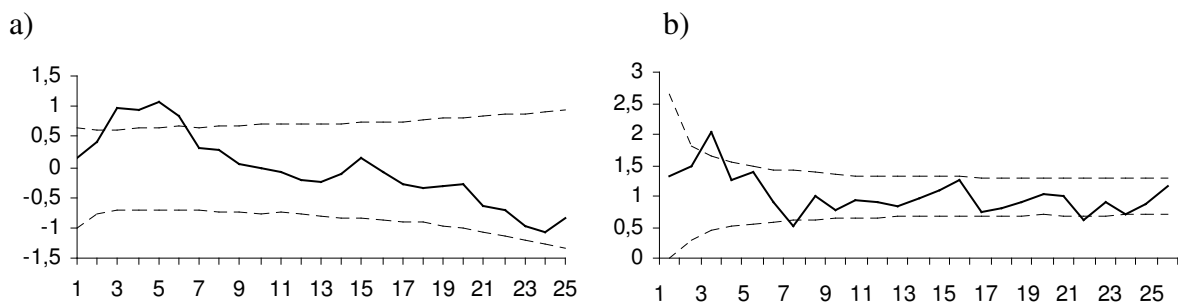


Figura 3.2. Análise dos padrões espaciais de *S. angustissima* na área 1. (a) $L(d)-d$ para dispersão da população. (b) $g(d)$ para a dispersão da população

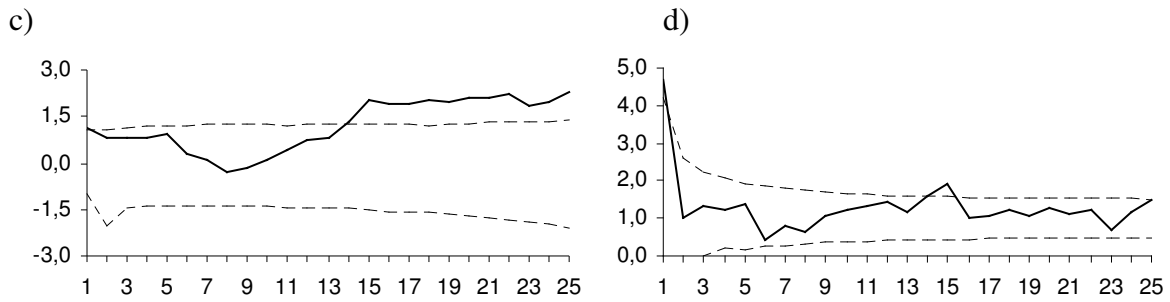


Figura 3.2. Análise dos padrões espaciais de *S. angustissima* na área 1 - continuação - (c) L(d)-d para a dispersão de jovens. (d) g(d) para a dispersão de jovens

Na área 2 a população está agregada em escalas de 2 e de 6 a 12 metros, e sobre-dispersa a partir dos 18 metros e, particularmente, aos 20 e 23 metros (figuras 3.3a-b). Os jovens estão agregados em escala de até 3 metros e sobre-dispersos a partir dos 19 metros (figuras 3.3c-d). Já os adultos estão distribuídos de forma aleatória (figuras 3.3e-f). Jovens e adultos não mostram sinais de associação (figuras 3.3g-h).

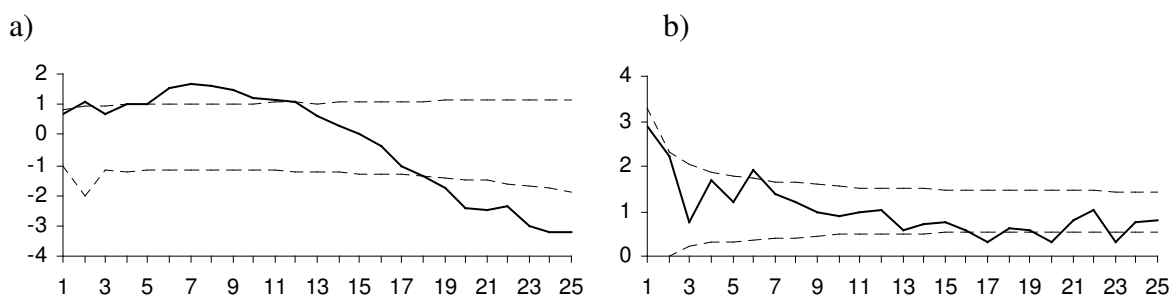


Figura 3.3. Análise dos padrões espaciais de *S. angustissima* na área 2. (a) L(d)-d para dispersão da população. (b) g(d) para a dispersão da população

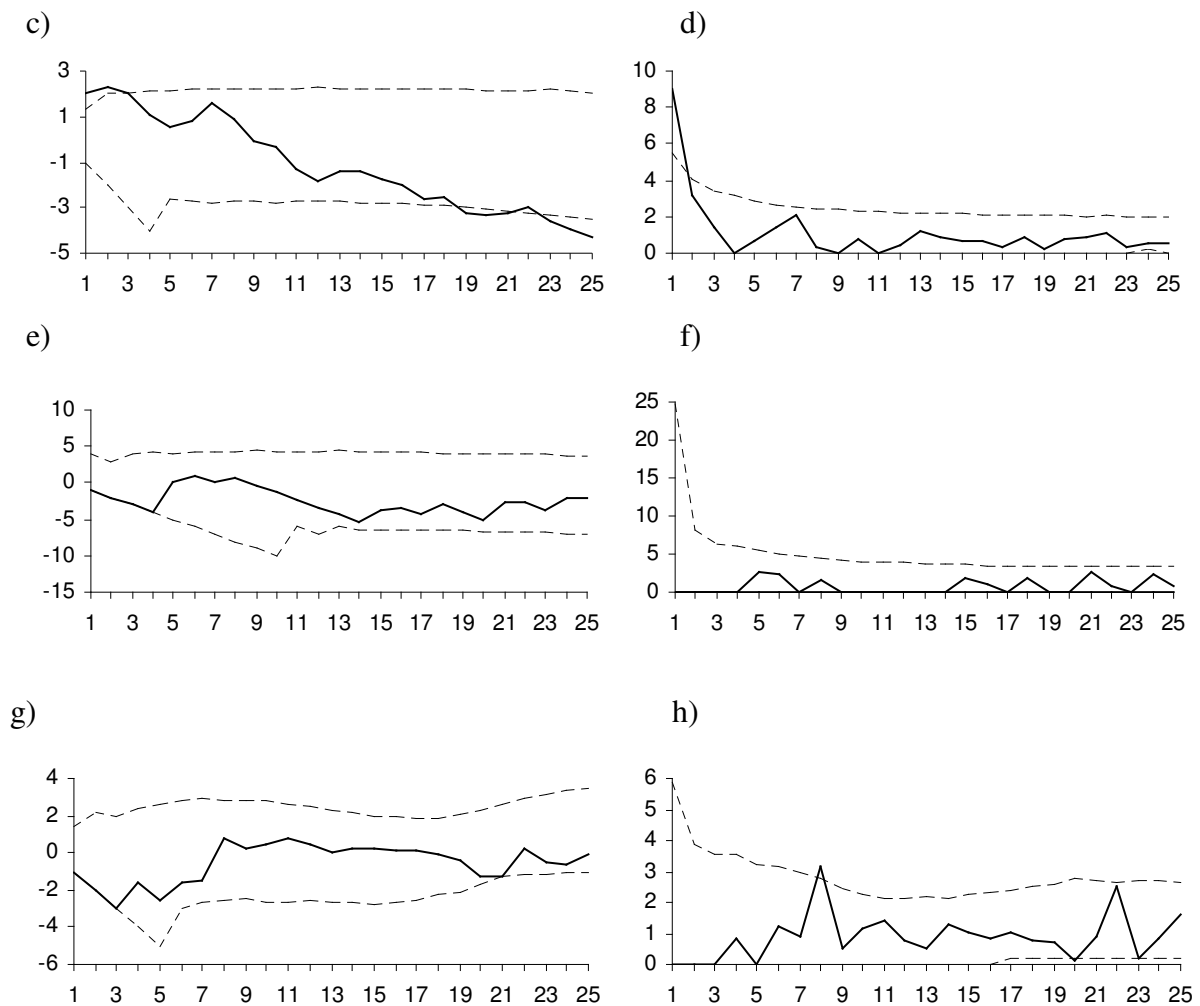


Figura 3.3. Análise dos padrões espaciais de *S. angustissima* na área 2 - continuação - (c) L(d)-d para a dispersão de jovens. (d) g(d) para a dispersão de jovens. (e) L(d)-d para a dispersão de adultos. (f) g(d) para a dispersão de adultos. (g) L(d)-d para a associação entre jovens e adultos. (h) g(d) para a associação entre jovens e adultos.

Na área 3 a população está agregada na escala de 5 a 8 metros (figuras 3.4a-b). Os jovens estão agregados; particularmente nos intervalos de escala de 1 a 2, 4 a 6 e 13 a 15 metros (figuras 3.4c-d) e os adultos agregados em escala de 2 metros.(figuras 3.4e-f). Não há sinais de associação entre jovens e adultos (figuras 3.4g-h).

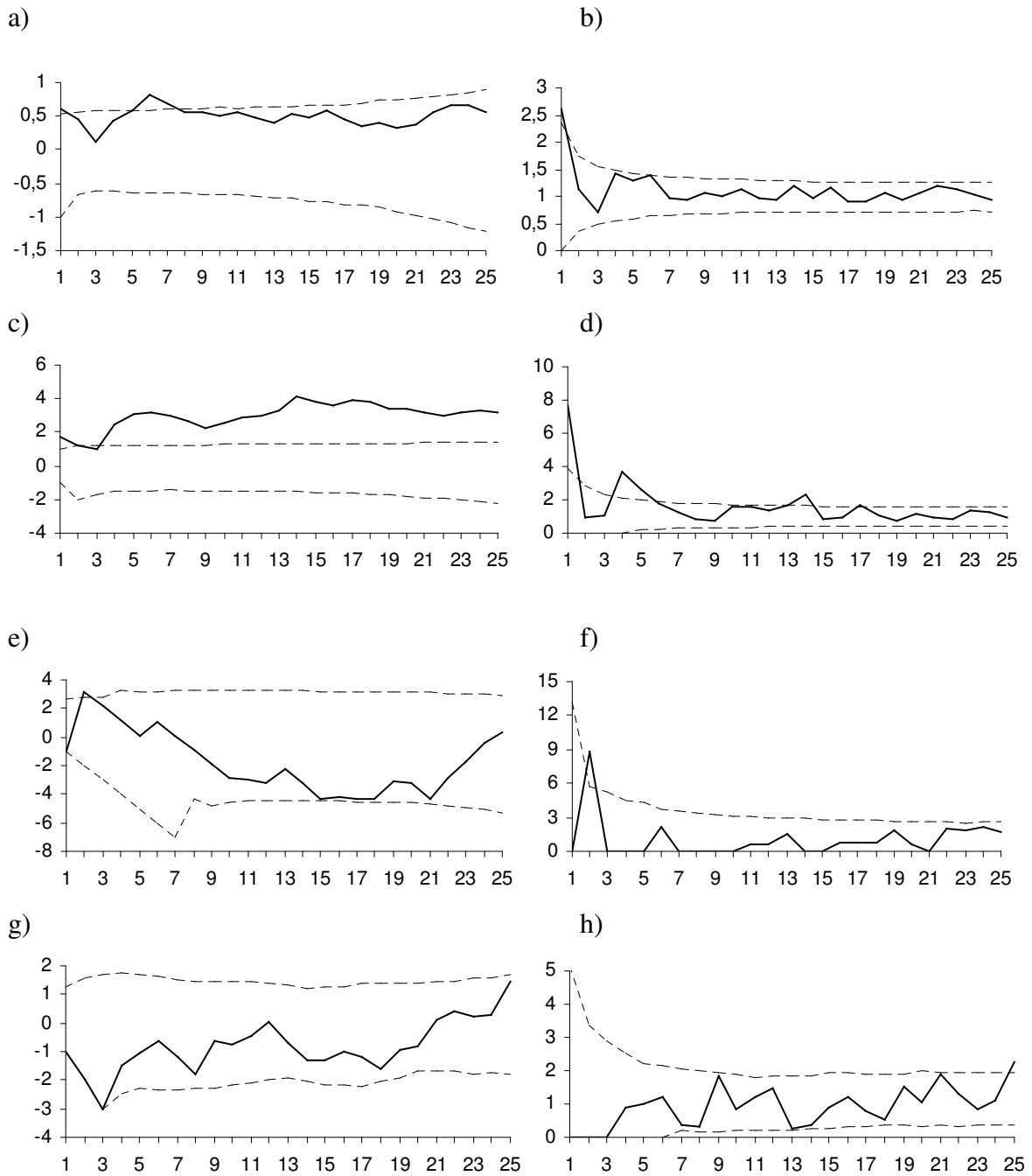


Figura 3.4. Análise dos padrões espaciais de *S. angustissima* na área 3. (a) $L(d)-d$ para dispersão da população. (b) $g(d)$ para a dispersão da população. (c) $L(d)-d$ para a dispersão de jovens. (d) $g(d)$ para a dispersão de jovens. (e) $L(d)-d$ para a dispersão de adultos. (f) $g(d)$ para a dispersão de adultos. (g) $L(d)-d$ para a associação entre jovens e adultos. (h) $g(d)$ para a associação entre jovens e adultos.

Na área 4 a população está agregada nas escalas de até 21 metros (figuras 3.5a-b). Os jovens seguem o mesmo padrão (figuras 3.5c-d) e os adultos se distribuem de forma aleatória (figuras 3.5e-f). O teste de associação mostra repulsão entre as classes no intervalo de escala de 15 a 21 metros, e fortes evidências desta mesma repulsão aos 2 metros (figuras 3.5g-h).

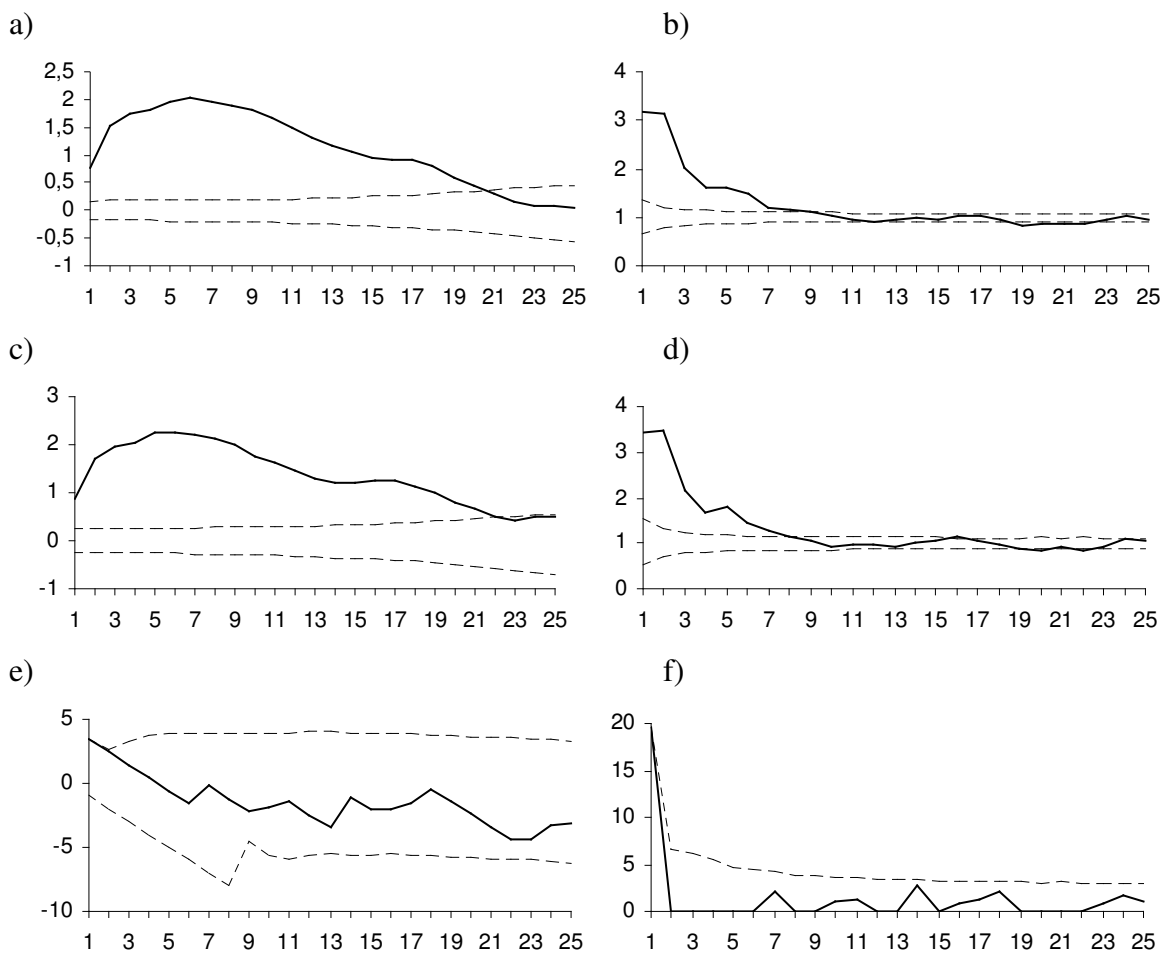


Figura 3.5. Análise dos padrões espaciais de *S. angustissima* na área 4. (a) L(d)-d para dispersão da população. (b) g(d) para a dispersão da população. (c) L(d)-d para a dispersão de jovens. (d) g(d) para a dispersão de jovens. (e) L(d)-d para a dispersão de adultos. (f) g(d) para a dispersão de adultos.

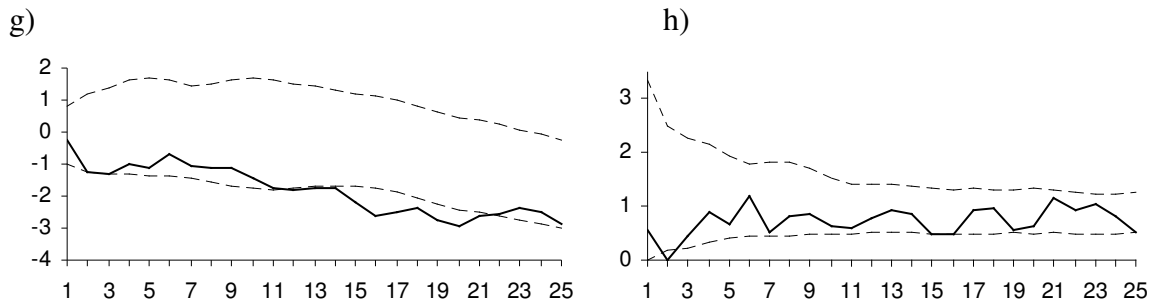


Figura 3.5. Análise dos padrões espaciais de *S. angustissima* na área 4 - continuação - (a) L(d)-d para dispersão da população. (b) g(d) para a dispersão da população. (c) L(d)-d para a dispersão de jovens. (d) g(d) para a dispersão de jovens. (e) L(d)-d para a dispersão de adultos. (f) g(d) para a dispersão de adultos. (g) L(d)-d para a associação entre jovens e adultos. (h) g(d) para a associação entre jovens e adultos.

Andira anthelmia

A área 4 não foi analisada, já que nela estão apenas 3 plantas.

As distribuições da população nas três áreas analisadas não parecem se desviar substancialmente das premissas de isotropia e estacionariedade (figura 3.6).

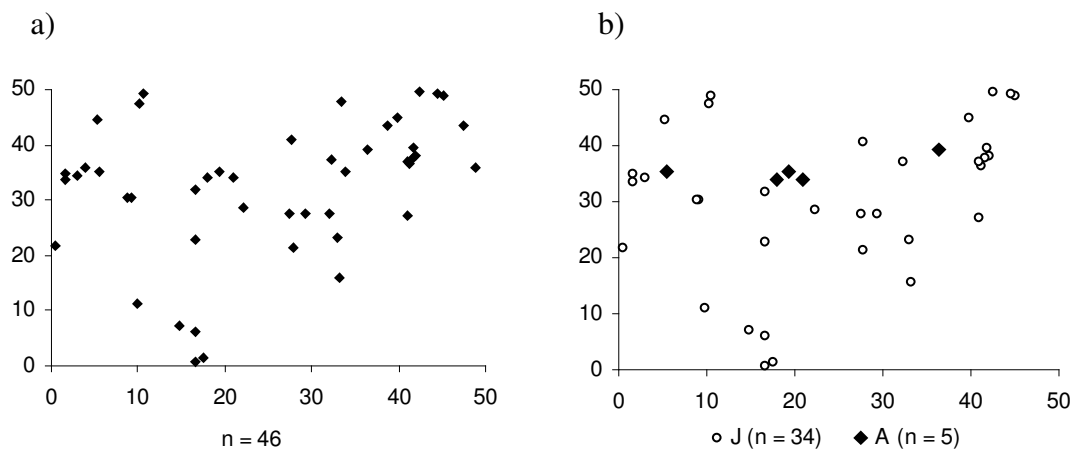


Figura 3.6. Padrões espaciais de *A. anthelmia* (a) Área 1: dispersão da população. (b) Área 1: dispersão de adultos e juvenis.

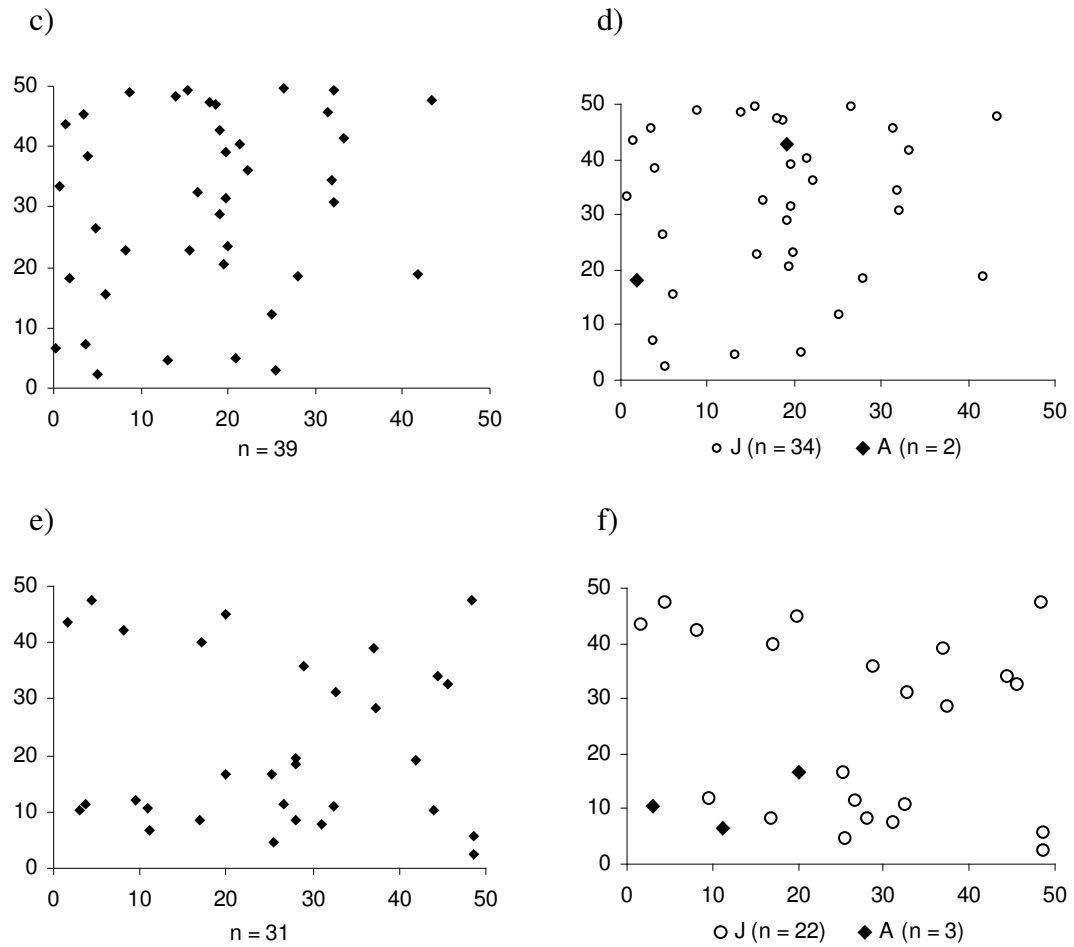


Figura 3.6. Padrões espaciais de A. anthelmia - continuação -(c) Área 2: dispersão da população. (d) Área 2: dispersão de adultos e juvenis. (e) Área 3: dispersão da população. (f) Área 3: dispersão de adultos e juvenis.

Na área 1 a população se encontra agregada independentemente da escala de observação (figura 3.7a). Os jovens se agregam em escala de até 5m (figura 3.7c) e os adultos em escala de até 7m (figura 3.7e). Não há evidências de associação entre jovens e adultos (figura 3.7g).

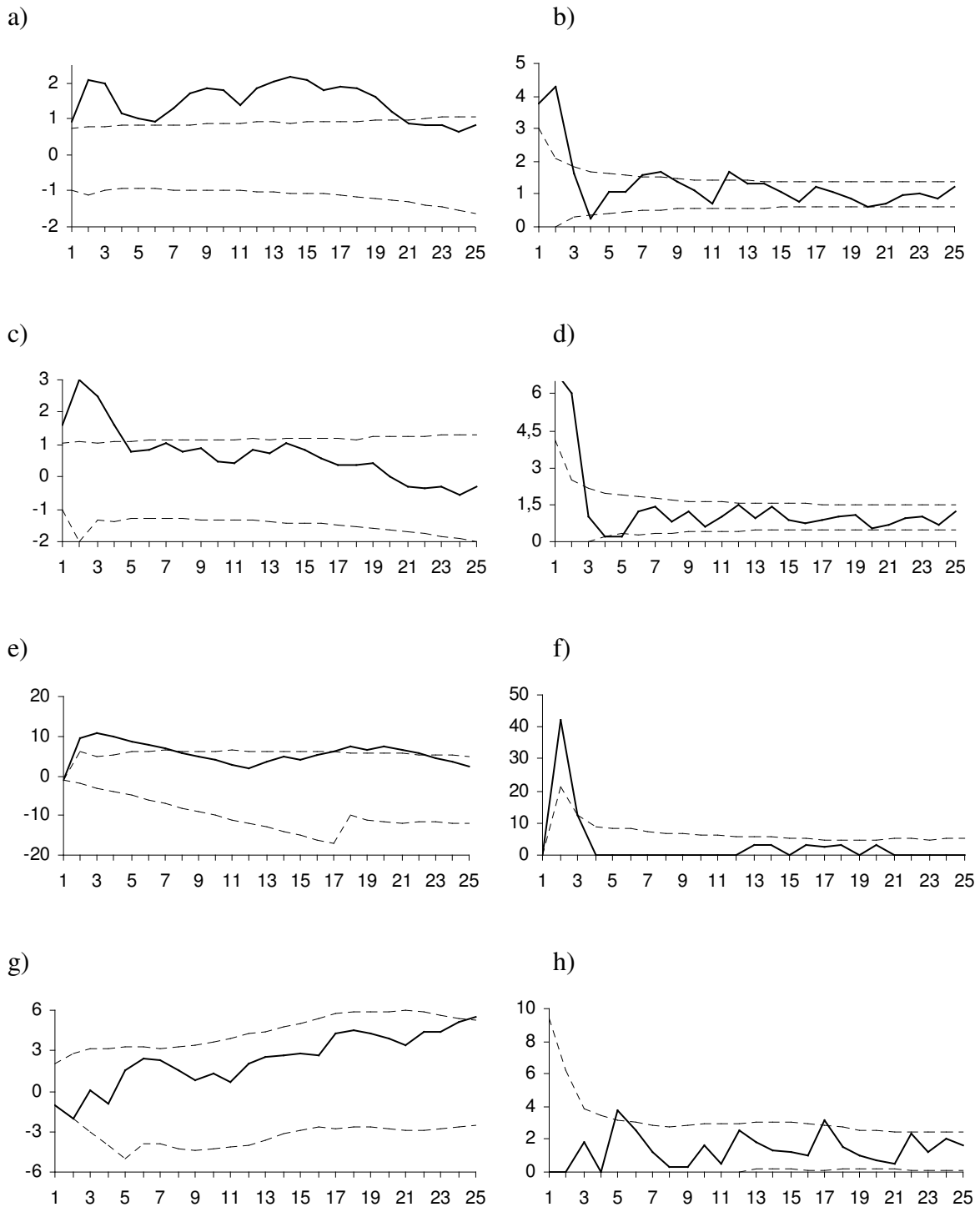


Figura 3.7. Análise dos padrões espaciais de *A. anthelmia* na área 1. (a) L(d)-d para dispersão da população. (b) g(d) para a dispersão da população. (c) L(d)-d para a dispersão de jovens. (d) g(d) para a dispersão de jovens. (e) L(d)-d para a dispersão de adultos. (f) g(d) para a dispersão de adultos. (g) L(d)-d para a associação entre jovens e adultos. (h) g(d) para a associação entre jovens e adultos.

Na área 2 a população está agregada em escala superior a 15m, assim como acontece com as plantas jovens (figuras 3.8 a e c). Não foram avaliados padrões relacionados a adultos, pois havia apenas dois deles.

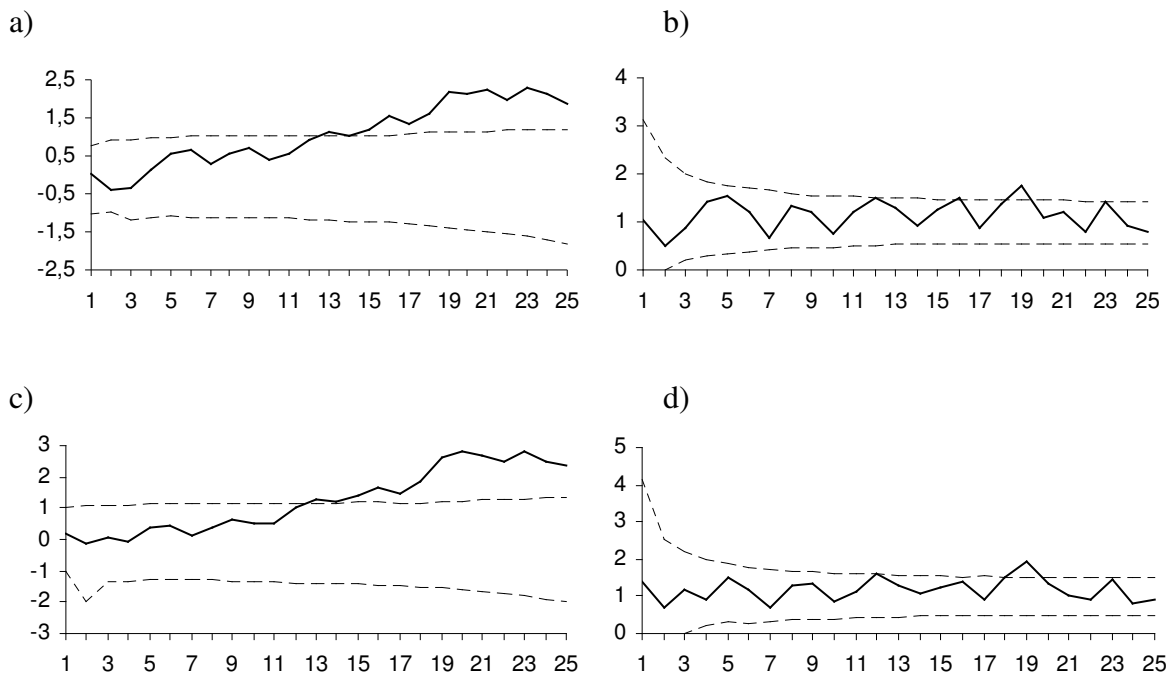


Figura 3.8. Análise dos padrões espaciais de *A. anthelmia* na área 2. (a) L(d)-d para dispersão da população. (b) g(d) para a dispersão da população. (c) L(d)-d para a dispersão de jovens. (d) g(d) para a dispersão de jovens.

Na área 3 não há sinais de agregação, seja para a população como um todo ou para os jovens (figura 3.9). Não foram avaliados padrões relacionados a adultos, pois havia apenas três deles.

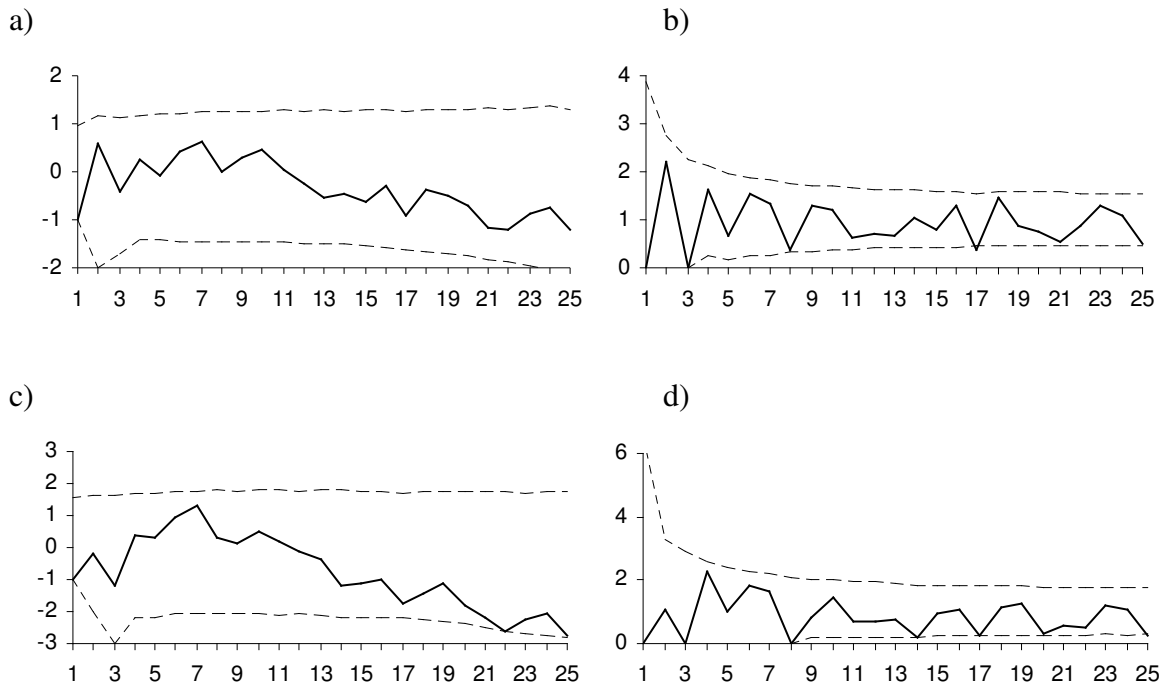


Figura 3.9. Análise dos padrões espaciais de *A. anthelmia* na área 3. (a) $L(d)-d$ para dispersão da população. (b) $g(d)$ para a dispersão da população. (c) $L(d)-d$ para a dispersão de jovens. (d) $g(d)$ para a dispersão de jovens.

DISCUSSÃO

Schefflera angustissima

A população de *S. angustissima* se comporta de forma semelhante nas áreas onde foi estudada. As diferenças que se observa são relacionadas principalmente às intensidades dos padrões observados. A intensidade de agregação de jovens é maior na área 4, seguida pelas áreas 3 e 1, num mesmo nível, e por último pela área 2; e a abundância da população nessa áreas segue o mesmo padrão: 226 (158 jovens), 67 (30 jovens), 60 (32 jovens) e 38 plantas (17 jovens), respectivamente. Desta forma, parece que a área 4 é a que melhor caracteriza os padrões espaciais que parecem ter sido gerados, nas 4 áreas, por um mesmo processo estocástico.

Em que pesem algumas diferenças, as áreas apresentam padrões equivalentes. De maneira geral, as plantas jovens se distribuem de forma agregada enquanto que as adultas estão distribuídas de forma aleatória. Na área 2, a sobre-dispersão observada em escala superior a 19 metros (figura 3.3a e c) significa que os agregados de jovens encontram-se distribuídos de forma relativamente equidistante. Este padrão não é evidente quando se observa exclusivamente a distribuição dos jovens (figura 3.1d), mas fica mais visível quando se observa a população como um todo (figura 3.1c). Entretanto, esse padrão não se repete nas outras áreas e por isso não pode ser considerado típico da população.

A existência de agregados de jovens não parece estar sendo determinada pela dispersão de propágulos e seu conseqüente acúmulo junto às árvores adultas. Se assim o fosse, deveria ser observado um acúmulo de jovens próximos às árvores adultas. Entretanto, nas análises dos mapas de dispersão das três áreas, não é possível identificar uma agregação de jovens junto às árvores adultas, e os testes de associação não indicam atração entre árvores adultas e jovens. Este padrão se repete nas três áreas, em diferentes intensidades, as quais parecem estar relacionadas à densidade local da população, e por isso pode ser considerado consistente.

As pequenas quantidades de adultos nas áreas avaliadas (área 1, $n = 0$; área 2, $n = 8$; área 3, $n = 11$ e área 4, $n = 9$) parecem ter dificultado a caracterização de seus padrões espaciais. De qualquer forma, observando-se diretamente a dispersão desta classe (figura 3.1d, f e h) fica evidente que, pelo menos em escalas superiores a 2 metros, essas plantas não estão agregadas. O que não fica claro é se o padrão aleatório observado é consistente ou se apenas não foi possível identificar um padrão sobre-disperso, em decorrência da insuficiência amostral. Analisando-se mais atentamente as figuras 3.3e, 3.4e e 3.5e, referentes às áreas 2, 3 e 4, é possível notar que ao longo do eixo das distâncias predominam valores negativos para $L(d) - d$, indicativos de padrão sobre-disperso. Entretanto, como estes valores não extrapolam

os envelopes de confiança, estes padrões não podem ser considerados significativos.

A ocorrência de um pequeno pico na figura 3.4e, da área 3, indicando agregação de adultos em escala de dois metros, se deve à ocorrência de dois pares muito próximos (figura 3.1f) que, por causa do número baixo de adultos na área ($n = 11$), assumiram importância relativa suficientemente grande para influenciar a curva. Como nas áreas 2 e 4 este padrão não se repete, também pode ser considerado uma condição excepcional.

Apenas na área 4 foi detectada associação entre jovens e adultos, no caso uma relação de repulsão (figura 3.5g-h). Analisando-se mais atentamente as figuras 3.3g e 3.4g (áreas 2 e 3, respectivamente) é possível visualizar uma tendência, mesmo que não significativa, também em direção à repulsão entre estas classes, já que em ambos os casos predominam valores negativos em $L(d) - d$. Mais uma vez, fica evidente uma correlação entre abundância de plantas e a intensidade de um padrão espacial, corroborando que a área 4 é a que melhor caracteriza o processo estocástico responsável pelos padrões observados.

Em relação a *A. anthelmia*, fica difícil concluir sobre a dinâmica espacial de sua população, já que seus padrões de distribuição não são evidentes. Isso aconteceu, muito provavelmente, por causa de sua baixa densidade local. Apesar de algumas evidências de agregação, tanto para jovens como para adultos, a escassez de dados desaconselha quaisquer tipos de generalização. Apesar disso, as poucas informações disponíveis concordam com os padrões descritos para *S. angustissima*, como, por exemplo, a agregação de plantas jovens nas áreas 1 e 2, que provavelmente respondem pelo padrão de agregação da população como um todo nessas duas áreas.

Bunyavejchewin et al. (2003), estudando a associação entre jovens e adultos de 4 espécies de Diptero-carpaceae em uma floresta na Tailândia, também encontraram associação negativa entre jovens e adultos para duas destas espécies, e consideraram tais resultados como evidências da influência de processo de regulação populacional via mortalidade densidade-

dependente. No caso das outras duas espécies estudadas, observou-se independência entre as classes.

Naturalmente, populações em seus estádios iniciais mostram-se agregadas. Isso se deve, principalmente, à irregularidade na dispersão de sementes e também à irregularidade na distribuição de sítios adequados para a germinação de sementes e para o estabelecimento de plântulas (Stoyan & Penttinen 2000). Com o passar do tempo, surge uma tendência à regularidade, gerada principalmente por interações competitivas (Stoll & Bergius 2005, Stoyan & Penttinen 2000). A população de *S. angustissima* parece se desenvolver de acordo com este padrão. A hipótese ecológica mais plausível para explicar tal mudança de um padrão agregado para um padrão regular (ou mesmo aleatório, já que em ambos os casos o resultado é uma diminuição na densidade local) é a da presença de um processo de mortalidade densidade-dependente. Como não se conhece a atuação de predadores no local, essa mortalidade pode ser creditada à competição intraespecífica.

As evidências da influência de competição intraespecífica na distribuição espacial de *S. angustissima* vão ainda além da constatação de um aumento na dispersão das plantas ao longo do ciclo de vida. A repulsão entre jovens e adultos na área 4, a mais representativa de todas, também é uma evidência neste sentido. Barot et al. (1999) chegaram à mesma conclusão para uma população de *Borassus aethiopum* (Arecaceae) em uma savana no oeste da África. Em seus estudos, também observaram uma tendência em direção a padrões menos agregados ao longo do ciclo de vida da espécie. Aparentemente, assim como ocorre com *B. aethiopum*, a mortalidade densidade-dependente ocorre apenas nos estádios iniciais do ciclo de vida de *S. angustissima*, pois se ocorresse também na classe de adultos, não seria esperado encontrar os mesmos pareados, como se observa nas áreas 3 e 4.

CONCLUSÕES

Os padrões espaciais observados sugerem que *S. angustissima* está sujeita a regulação de sua abundância em decorrência de mortalidade densidade-dependente. O fator gerador dessa mortalidade parece ser a competição intraespecífica. As análises sugerem ainda que essa competição é assimétrica, sendo que os adultos levam vantagem e podem até mesmo excluir os jovens de sua zona de influência.

A densidade relativamente menor de *A. anthelmia* dificultou que as análises explicitassem os padrões espaciais de sua população, mas o pouco que pode ser visto está de acordo com o que foi descrito para *S. angustissima*.

CAPÍTULO 4

Regulação dos tamanhos das populações de *S. angustissima* e

de *A. anthelmia*

RESUMO

Entender os mecanismos responsáveis pela regulação do tamanho de populações é de importância vital para a ecologia. A regulação ocorre quando algum fator ecológico provoca uma resposta da população em sentido inverso à sua densidade. São processos potencialmente estabilizadores das abundâncias populacionais, considerados essenciais para a sobrevivência a longo prazo das espécies. Dentre os fatores potencialmente indutores de tais processos destacam-se a predação e a competição intraespecífica. Esta última, em particular, tende a ser influenciada pela assimetria no tamanho dos competidores. Os objetivos deste capítulo são: (1) avaliar se a competição intraespecífica nas populações de *S. angustissima* e *A. anthelmia* é assimétrica, (2) detectar eventuais processos de regulação em suas taxas de crescimento e sobrevivência e (3) inferir sobre a influência atual destes processos em suas dinâmicas populacionais.

Para sementes e plântulas foram estudadas apenas as taxas de sobrevivência, enquanto que para as plantas já estabelecidas estudou-se também as taxas de crescimento. Foram utilizadas técnicas de regressão linear e, no caso das plantas, foram testados previamente dois modelos de detecção: um que incorpora a assimetria de tamanho dos vizinhos coespecíficos e outro que ignora esta variável.

A competição intraespecífica mostrou ser assimétrica para *S. angustissima*. Não foram encontradas evidências nesse sentido para *A. anthelmia*, mas sua amostra era muito reduzida e tais análises não foram consideradas conclusivas. Por fim, foi adotado o modelo assimétrico para ambas as populações. Foi detectada predação densidade-dependente na remoção pós-dispersão de propágulos de *S. angustissima*. Nenhum processo regulatório foi detectado para plântulas, e em relação às plantas, as detecções foram esporádicas e pouco consistentes.

As regulações das densidades de propágulos e de plântulas observadas para *S. angustissima* funcionam basicamente como um filtro, suavizando as variações intra-anuais de abundância nestas classes. Entretanto, como as populações vêm sendo recenseadas anualmente, os impactos destes processos acabam sendo diluídos a cada censo. O fato de os processos regulatórios nas outras etapas dos ciclos de vida de ambas as populações serem esporádicos e inconsistentes indica que tais processos, mesmo presentes, exercem atualmente pouca influência nas dinâmicas populacionais. Tais resultados sugerem que ambas encontram-se em um estado de relativo equilíbrio com seu meio ambiente, quando as respostas densidade-dependentes podem ser tão restritas ou fracas que não são detectadas.

ABSTRACT

Understanding the mechanisms responsible for the size of populations is vital in ecology. Regulation occurs when an ecological factor provokes a response by the population in an opposite direction of its density. These processes are potential stabilizers of population's abundance and are thought to be essential to species' long range survivorship. Among the factors potentially able to induce such processes, the most important are predation and intraspecific competition. The latter, in particular, is somewhat influenced by the asymmetry in competitors' size. The objectives of this chapter are: (1) to evaluate if intraspecific competition for *S. angustissima*'s and *A. anthelmia*'s populations is asymmetric, (2) to detect possible regulation processes on these populations' growth and survivorship rates and (3) to infer about the influence that those processes currently have in their populations' dynamics.

Only survivorship rates were investigated for seeds and seedlings while growth rates were also studied for established plants. Linear regression techniques were used for the analysis and, for plants, two different detection models were tested *a priori*: a model that includes con-specific size asymmetry and another that ignores this variable.

Schefflera angustissima showed asymmetric intraspecific competition. There were not reliable evidences like those for *A. anthelmia*, however its sample was too reduced and the analysis cannot be considered conclusive. Therefore, the asymmetric model was adopted for both populations. Density-dependent predation was detected in the post-dispersal *S. angustissima*'s propagule removal. There was not any detection of regulation process for seedlings, and regarding to plants, the detections were sporadic and little consistent.

The regulations of propagule and seedling densities observed for *S. angustissima* act basically like filtering processes, smoothing the intra-annual variations in the abundance of these classes. Nevertheless, for the populations were censused yearly, the impacts of these processes became diluted. Due to the fact that the regulation processes detected for the other life cycle stages, for both populations, are sporadic and inconsistent, they seem to have very little influence on the populations' dynamics at the present time. This situation suggests that both of them are in relative equilibrium to the environment, when the density-dependent responses are so restrict or weak that they can hardly be detected.

INTRODUÇÃO

Entender os mecanismos responsáveis pela regulação do tamanho de populações é de importância vital para a ecologia (Berryman & Turchin 2001, Murdoch 1994, Antonovics & Levin 1980). Seu conhecimento tornou-se imprescindível para estudos de conservação biológica, controle de pragas e manejo de recursos naturais (Berryman & Turchin 2001).

Ainda hoje persiste o debate sobre os papéis dos fatores densidade-independentes e dos fatores densidade-dependentes na regulação da abundância populacional (Barryman et al. 2002, Alvarez-Buylla 1994, Antonovics & Levin 1980). Todavia, os fatores densidade-dependentes têm recebido atenção consideravelmente maior, já que implicariam em processos auto-regulatórios, os quais são considerados essenciais para a sobrevivência a longo prazo das espécies (Murdoch 1994).

Atualmente entende-se que a regulação ocorre quando algum fator ecológico provoca uma resposta da população em sentido inverso à sua densidade (Barryman et al. 2002, Hixon et al. 2002); ou seja, trata-se de um processo potencialmente estabilizador da abundância populacional (Murdoch 1994). Em decorrência disso, uma população pode ser considerada regulada se apresentar altas probabilidades de que permanecerá muitas gerações flutuando em torno de um mesmo valor de abundância (Hixon et al. 2002).

Desta forma, fatores densidade-independentes, em geral abióticos, apesar de causarem flutuações no número de indivíduos, são incapazes de regular os tamanhos de populações (Crawley 1989). Já os fatores intrínsecos às dinâmicas populacionais e dependentes das densidades das populações são potencialmente reguladores (Alvarez-Buylla et al. 1996).

Dentre os fatores capazes de atuar como reguladores populacionais destacam-se a competição intra-específica e a predação. As respostas das populações a eles podem ser interpretadas através dos impactos que causam nas taxas de mortalidade, crescimento e

fecundidade (Hixon et al. 2002, Antonovics & Levin 1980).

Existem evidências empíricas de que tais processos densidade-dependentes influenciam as dinâmicas populacionais (Blundell & Peart 2004, Peters 2003, Alvarez-Buylla et al. 1996, Alvarez-Buylla 1994, Condit et al. 1994). Entretanto, Berryman et al. (2002) sugerem que este tipo de regulação pode acontecer ou não, dependendo das circunstâncias. Assim, ainda hoje não está claro se as espécies arbóreas tropicais são rotineiramente reguladas pela densidade de seus vizinhos co-específicos (Peters 2003).

Os processos densidade-dependentes são mais prováveis de ocorrer nos estádios de sementes e de plântulas (Peters 2003, Crawley 1989). Quanto às sementes, a probabilidade de que sofram regulação de sua abundância está diretamente relacionada à sua distribuição espacial. Em uma primeira etapa, ainda ligadas à matriz, estão sujeitas a graus de adensamento propícios ao desenvolvimento de processos de predação densidade-dependentes. Em uma segunda etapa, são dispersadas e assumem um novo padrão espacial no meio, o qual depende diretamente das características da síndrome de dispersão de propágulos típica de sua espécie. O fenômeno da dispersão é importante não somente por influenciar os padrões espaciais dos propágulos, mas também pela propriedade de expandir as áreas de ocorrência das populações (Ouborg et al. 1999). Isso, em última instância, acaba por influenciar também as estruturas genéticas (Levin et al. 2003, Ouborg et al. 1999) e as dinâmicas populacionais (Levin et al. 2003; Wenny 2000).

Os propágulos, após o processo de dispersão, ficam expostos à predação e esta predação é potencialmente densidade-dependente. Alguns trabalhos voltados à análise do papel da remoção pós-dispersão estudaram a intensidade de predação em relação à distância de matrizes (Wenny 2000, Schupp 1988). Wenny (2000) encontrou maiores taxas de predação próximas a matrizes para *Ocotea endesiana* (Lauraceae), na Costa Rica, resultados semelhantes aos que Schupp (1988) obteve para *Faramea occidentalis* (Rubiaceae), em Barro

Colorado, Panamá.

Apesar de alguns estudos indicarem que pode haver diferenças nas taxas de remoção em relação a variações de micro hábitat (Wenny 2000, Holl & Lulow 1997; Tabarelli & Mantovani 1996, Whelan et al. 1991, Schupp 1988), os resultados de Wenny (2000) indicam que a remoção pós-dispersão pode ser alta em qualquer lugar, apesar de ser relativamente mais alta perto de matrizes.

Em relação às plântulas, as análises concentram-se na detecção de regulação de sua sobrevivência. Nadolny (1999) detectou mortalidade densidade-dependente em plântulas de *Argyrodendron actinophyllum* (Sterculiaceae) em uma floresta tropical australiana, o mesmo tipo de processo detectado por Webb & Peart (1999) para 5 das 15 espécies arbóreas mais abundantes de uma floresta tropical de Bornéu.

No caso de organismos sésseis, como plantas, a competição experimentada por cada indivíduo está relacionada primordialmente a seus vizinhos mais próximos, e menos à densidade local (Begon et al. 1996, Antonovics & Levin 1980). Naturalmente, pode existir uma assimetria de tamanho entre esse grupo de vizinhos, que inclui plantas de diferentes estádios do ciclo de vida da espécie, e essa assimetria tende a ser especialmente pronunciada para espécies arbóreas, nas quais os adultos costumam ser muito maiores do que as plântulas. A competição entre indivíduos de diferentes tamanhos tende a acentuar ainda mais esse tipo de assimetria entre membros de uma mesma população (Weiner et al. 2001).

Dados da literatura sugerem que a competição entre plantas é, pelo menos em parte, tipicamente assimétrica em relação ao tamanho das plantas (Schwinning & Weiner 1998). Assim, é provável que essas assimetrias de vizinhança influenciem os processos de regulação das abundâncias populacionais, quando estes forem gerados por competição. Estudos baseados em modelos teóricos dão sustentação a essa hipótese (Stoll et al. 2002, Weiner et al. 2001). Sob essa ótica, a assimetria da vizinhança precisaria ser incorporada aos métodos de

detecção de processos regulatórios, para que estes tenham condições reais de ser detectados.

Atualmente um grande número de métodos vem sendo empregado para esse fim, destacando-se os baseados em análises de séries temporais (Barryman & Turchin 2001, Dennis & Taper 1994, Pollard et al. 1987) e os baseados em análises de regressão (Peters 2003, Alvarez-Buylla 1994). Contudo, a maioria dos artigos que tratam de regulação densidade-dependente em populações de plantas ignora a assimetria da vizinhança, como o fazem Dennis & Taper (1994) e Pollard et al. (1987). Dentre os poucos trabalhos que consideraram essa variável em suas análises, estão Peters (2003), Condit et al. (1994) e Alvarez-Buylla (1994). Entretanto, nenhum deles incluiu essa variável diretamente no método de detecção utilizado.

Os objetivos deste capítulo são: (1) avaliar se a competição intraespecífica nas populações de *S. angustissima* e *A. anthelmia* é assimétrica, (2) detectar eventuais processos de regulação de crescimento e de sobrevivência, via respostas densidade-dependentes, em todas as classes de seus ciclos de vida e (3) inferir sobre a influência atual dos processos de regulação nas dinâmicas destas populações.

Baseando-se nos resultados das análises de padrões espaciais, assumem-se as seguintes hipóteses: (I) a população de *S. angustissima* está sendo regulada por processos de mortalidade densidade-dependentes, induzidos por competição intraespecífica e assimétrica; (II) a população de *A. anthelmia* não está sujeita a processos regulatórios.

MATERIAIS E MÉTODOS

Sementes

A detecção de predação densidade dependente foi baseada em experimentos de

remoção de propágulos, e acabou restrito a *S. angustissima*, já que *A. anthelmia* não produziu propágulos nas áreas amostradas durante o período de estudo.

AMOSTRAGEM – Os experimentos, realizados em fevereiro de 2003 e fevereiro de 2004, foram concentrados na área 1, onde a população possui representantes de todas as etapas de seu ciclo de vida, mas nenhuma planta adulta se reproduziu. Desta forma, evitou-se a contaminação dos experimentos por propágulos dispersados localmente. Na área escolhida também não havia clareiras. Foram estabelecidas 5 réplicas de tratamentos com 1, 5 e 25 propágulos cada, em áreas circulares de perímetro $p = 40\text{cm}$; que correspondem a densidades próximas a 9, 45 e 225 propágulos m^{-2} . As unidades amostrais foram dispostas com o mínimo de 10m de distância entre si e, no mínimo, 10m distantes de plantas adultas. Além disso, evitou-se criar um padrão em sua distribuição. A cada três dias o experimento era revisado, as remoções eram anotadas e novos propágulos eram coletados para repor os que haviam sido removidos. Cada experimento foi revisado quatro vezes, sendo que após a segunda revisão os tratamentos de 1 e 25 propágulos tiveram suas posições no campo invertidas.

ANÁLISE ESTATÍSTICA – Optou-se por avaliar a relação entre a frequência de remoção e a densidade, já que o desenho experimental, no que se refere às densidades dos tratamentos, não é adequado para uma análise baseada na intensidade de remoção. A frequência de remoção foi calculada como $f_t = nr_{\text{rem}} 5^{-1}$, onde f_t = frequência de remoção do tratamento e nr_{rem} = número de réplicas onde houve remoção. Como cada um dos três tratamentos foi revisado 4 vezes, obteve-se uma amostra de $n = 12$ para cada experimento. A relação entre frequência de remoção e densidade de propágulos foi então avaliada por regressão linear, sendo que a variável independente foi transformada por logaritmo. O método de regressão adotado foi o de mínimos quadrados (Zar 1999). As significâncias dos modelos e seus coeficientes b foram testadas por meio de reamostragem estatística, via permutação. A reamostragem foi realizada sobre os dados utilizados para calcular as frequências de remoção.

As estatísticas testes foram: F e $t = (b-0)/\text{Erro-padrão}$, e o p foi extraído com base em 10.000 simulações (Manly 2001). O nível de significância adotado foi de 5 %.

Plântulas

Os dados foram retirados das séries históricas de acompanhamento mensal da dinâmica das plântulas e compreendem os 36 meses, de dezembro de 2001 a dezembro de 2004. Foram selecionadas apenas as séries históricas das subparcelas onde se observou picos de densidade maiores ou iguais a 4 plântulas/m².

As análises foram conduzidas sob três métodos diferentes, de forma a aumentar seu poder de detecção. Em comum, todas elas utilizaram-se regressão linear simples, através do método de mínimos quadrados (Zar 1999), com a densidade como variável independente e transformada por logaritmo natural. Foram utilizados apenas os períodos das séries onde havia pelo menos uma plântula na parcela.

Na primeira análise foram construídos modelos de regressão entre a taxa de sobrevivência em t e a densidade local em $t-1$. A sobrevivência foi calculada como $S = N_t / N_{t-1}$, onde N_t = número de plântulas no momento t e N_{t-1} = número de plântulas no momento $t-1$.

Na segunda análise, os dados das séries históricas foram agrupados e o modelo de regressão teve como variável dependente a taxa de mortalidade, definida como $M = m / N$, onde m = número de plântulas mortas e N = número total de plântulas.

Na terceira análise, também com os dados agrupados, a variável dependente foi a frequência de ocorrências de morte, definida como $O = Ndm / N$, onde Ndm = soma da variável dummy *morte* e N = número de parcelas. A variável dummy *morte* aqui criada assumi valor 1 quando ocorre morte, independentemente de quantas mortes ocorreram, e valor 0 quando não ocorre morte.

Plantas

Antes de analisar todo o conjunto de dados, utilizou-se dos dados referentes à classe de infantes para testar o desempenho de dois modelos de regressão linear candidatos às análises. O primeiro destes modelos foi chamado simétrico, pois ignora as diferenças de tamanho entre as plantas potencialmente competidoras; e o segundo modelo foi denominado assimétrico, pois incluía a assimetria de tamanho da vizinhança em sua formulação. Após os testes, o modelo selecionado foi adotado para as análises do restante dos dados. Foram estudadas apenas as regulações do crescimento e da sobrevivência. A regulação densidade-dependente na fecundidade das populações não pode ser estudada, pois não foi possível quantificar com a precisão necessária o esforço reprodutivo das populações.

Para cada planta, em cada classe de tamanho, foram definidas 2 zonas de influência (ZI), com base nos seguintes raios: 0,51–2,00m, $r = 1$ e 2; 2,01–4,50m, $r = 2$ e 4; 4,51–7,00m, $r = 3$ e 6; 7,01–10,50m, $r = 5$ e 10; acima de 10,50m, $r = 7$ e 14. Para cada classe de tamanho, considerando ambas as áreas de influência, foi definido o número de vizinhos da mesma espécie. Foi considerada vizinha toda planta cuja área de influência se sobrepusesse à área de influência da planta foco da análise. Não foram encontradas nos arredores das parcelas plantas que se encaixassem nesse critério, o que significa que não houve efeito de borda. As relações entre sobrevivência ou crescimento com a vizinhança, para cada classe de tamanho, foram então avaliadas por regressão linear, sendo que as variáveis independentes foram transformadas por logaritmo. As análises foram realizadas apenas para amostras de $n \geq 5$. O método de regressão adotado foi o de mínimos quadrados (Zar 1999). Metodologias semelhantes foram adotadas por Alvarez-Buylla (1994) e Peters (2003). A significância dos coeficientes b foi testada por meio de reamostragem via permutação. A estatística teste foi: $b/\text{Erro-padrão}$, e o p foi extraído com base em 10.000 simulações (Manly 2001).

TAXAS DEMOGRÁFICAS – A taxa de crescimento anual (tc) foi calculada como: $tc = (h_1 / h_0) - 1$, onde h_1 = altura da planta no momento 1 e h_0 = altura da planta no momento 0. A taxa de sobrevivência anual (ts) foi calculada da mesma maneira que S para as plântulas.

MODELOS -

Simétrico:

$$Y = a + b \sum_{c=1}^n (D_c) + \varepsilon$$

Onde: Y = taxa demográfica, a = termo independente, b = coeficiente de regressão, c = classe de tamanho (I = 1, ... , RII = 6 para *S. angustissima* e I = 1, ... , R = 4 para *A. anthelmia*), D = número de plantas, ε = erro.

Assimétrico:

$$Y = a + b IV + \varepsilon$$

Onde: IV (índice de vizinhança) = $\sum_{c=1}^n (p_c D_c)$, p_c = peso da classe = c.

CRITÉRIOS PARA A DEFINIÇÃO DAS AMOSTRAS PARA AS ANÁLISES DE REGRESSÃO - Para a taxa de crescimento, as regressões foram feitas considerando-se cada infante como uma unidade amostral. As plantas mortas durante o período de estudo foram excluídas dessas análises. Plantas que apresentaram crescimento negativo foram excluídas como variável dependente, já que eram grandes as possibilidades de que tenham perdido altura em função de danos mecânicos, mas foram mantidas suas condições de vizinhas de outras plantas.

Em relação à sobrevivência, as taxas foram estimadas para grupos de plantas de mesma vizinhança. Assim, cada um destes grupos constituiu uma unidade amostral. No caso dos modelos assimétricos utilizou-se a vizinhança equivalente, ou seja, plantas com o mesmo valor para o índice IV, para definir estes grupos.

CRITÉRIO PARA SELEÇÃO DO MODELO DE REGRESSÃO - Para selecionar o modelo que melhor se ajustou aos dados foi utilizado o Critério de Informação de Akaike, ajustado para amostras pequenas, AICc (Burnham & Anderson 1998):

$$AICc = n \ln \left(\sum \hat{\varepsilon}^2 n^{-1} \right) + 2k + 2k(k+1)(n-k-1)^{-1}$$

Onde: n = tamanho da amostra, \hat{e} = resíduos, k = número de parâmetros estimáveis.

Para casos em que $(n - k - 1) = 0$, a estimativa do valor de $AICc$ foi feita através do estudo de sua variação no intervalo $-1 < (n - k - 1) < 1$, adotando-se o valor para o qual $(n - k - 1) \rightarrow 0$.

O modelo melhor ajustado aos dados é aquele que apresenta o menor $AICc$ (Burnham & Anderson 1998).

Para avaliar a robustez dos modelos, foram comparados os resíduos que cada um deles produziu em relação aos dados das três amostras anuais que não participaram de sua dedução. O parâmetro para comparação é a soma dos valores absolutos dos resíduos.

Todas as análises foram feitas com o software Matlab (Mathworks Inc., Natick, MA, USA) e Excel (Microsoft).

RESULTADOS

Sementes

Em ambos os experimentos foi detectada uma relação significativa entre a frequência de remoção e a densidade dos propágulos (figura 4.1, tabela 4.1).

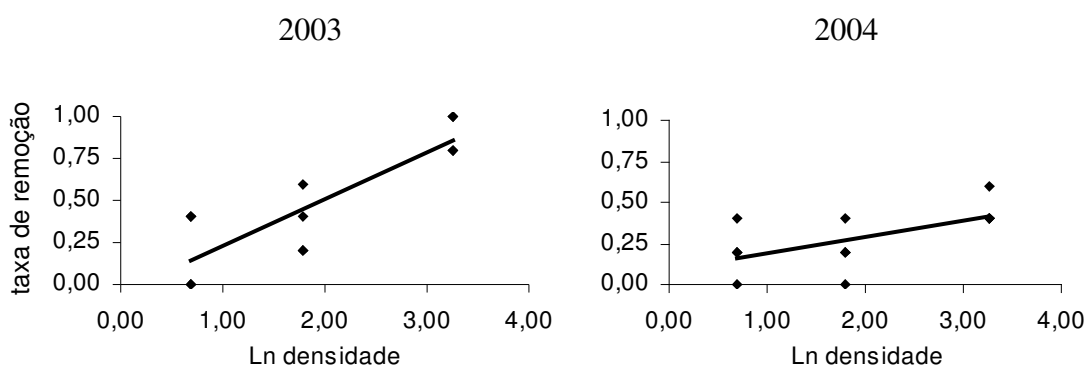


Figura 4.1. Curvas de regressão. Os valores de densidade foram transformados por logaritmo; $n = 12$.

Em 2003 essa relação foi mais intensa do que em 2004, como pode ser visto pela comparação dos coeficientes de regressão dos modelos; o que aparentemente tornou-a mais evidente, como pode ser visto pela comparação dos coeficientes de determinação obtidos (tabela 4.1).

Tabela 4.1. Coeficientes e significâncias dos modelos de remoção de propágulos de *S. angustissima*.

Ano	r^2	F	p	b	t	p
2003	0,7355	27,8039	0,0006	0,2785	5,2729	0,0006
2004	0,3821	6,1851	0,0380	0,1014	2,4870	0,0380

Plântulas

Para estas análises foram selecionadas dez subparcelas e suas respectivas séries históricas de abundância. Quando estas séries foram analisadas individualmente, não foi detectada qualquer relação significativa entre a densidade das plântulas de *S. angustissima* e sua sobrevivência (tabela 4.2).

Tabela 4.2. Modelos de regressão da sobrevivência de plântulas de *S. angustissima*. A primeira linha identifica os locais (parcela-subparcela) onde as séries foram amostradas.

	2-9	3-35	3-42	3-48	4-8	4-9	4-13	4-46	4-47	4-49
r^2	0,0153	0,0412	0,2744	0,1349	0,0389	0,0222	0,0024	0,0182	0,6455	0,1391
F	0,0465	0,3868	1,5130	0,7794	0,5260	0,2953	0,0286	0,4447	5,4630	0,6461
p	0,8500	0,5649	0,2763	0,4185	0,4801	0,5863	0,8621	0,5164	0,2022	0,4996

Por outro lado, os dois modelos de regressão construídos com base nos dados agrupados foram significativos (figura 4.2), com $F = 9,9810$, $p = 0,0082$ para o modelo cuja variável dependente é a taxa de mortalidade (modelo *a*); e $F = 28,6838$, $p = 0,0002$ para o modelo cuja variável dependente é a frequência de ocorrência de morte (modelo *b*).

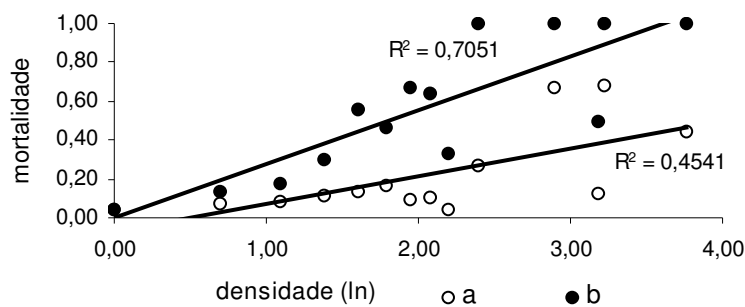


Figura 4.2. Detecção de regulação densidade dependente da abundância de plântulas de *S. angustissima*. Taxa de mortalidade (a) e ocorrência de pelo menos 1 morte (b).

Como praticamente não aconteceram eventos na dinâmica das plântulas de *A. anthelmia* nestes três anos em que a mesma foi acompanhada mais de perto, não havia amostra para que se testasse a presença de processos regulatórios.

Plantas

SELEÇÃO DO MODELO DE REGRESSÃO

Regulação do crescimento de *S. angustissima* - Em relação à menor ZI, os modelos simétricos apresentaram os menores valores de AICc, para os anos de 2000 e 2003 e os modelos assimétricos nos anos de 2001 e 2002 (tabela 4.3). Quando considerada a maior ZI, os

modelos simétricos apresentaram os menores AICCs nos quatro anos (tabela 4.3). Estes resultados equivalem aos apresentados pelos coeficientes de determinação (r^2), já que os modelos que apresentaram os menores AICCs foram os mesmos que apresentaram os maiores valores de r^2 .

Foram obtidos os menores AICCs para as menores ZIs em seis dos oito conjuntos de dados (tabela 4.3).

*Tabela 4.3. Significância dos modelos relativos ao crescimento de *S. angustissima*.*

ZI menor									
Ano	n	r^2	SIMÉTRICO			r^2	ASSIMÉTRICO		
			F	<i>p</i>	AICc		F	<i>p</i>	AICc
2000	186	0,0024	0,4364	0,5549	- 443,90	0,0016	0,2868	0,6342	- 443,75
2001	175	0,0050	0,8739	0,4430	- 159,08	0,0057	0,9922	0,4061	- 159,20
2002	208	0,0069	1,4239	0,2362	- 818,60	0,0077	1,5946	0,2030	- 818,77
2003	210	0,0003	0,0712	0,7889	- 918,60	0,00001	0,1635	0,6872	- 918,53
ZI maior									
2000	186	0,0003	0,0476	0,8432	- 443,51	0,0001	0,0238	0,8956	- 443,48
2001	175	0,0004	0,0778	0,8134	- 158,28	0,00001	0,0540	0,9504	- 158,20
2002	208	0,0052	1,0792	0,3004	- 818,25	0,0037	0,7608	0,3815	- 817,93
2003	210	0,0012	0,2556	0,6100	- 918,78	0,0008	0,1635	0,6872	- 918,69

Os padrões de produção de resíduos dos modelos foram muito semelhantes em ambas ZIs. A única diferença visível diz respeito à dispersão de resíduos produzidos pelo modelo assimétrico de 2001, que apresentou uma maior variabilidade em relação ao modelo simétrico, quando considerada a menor ZI. (figura 4.3).

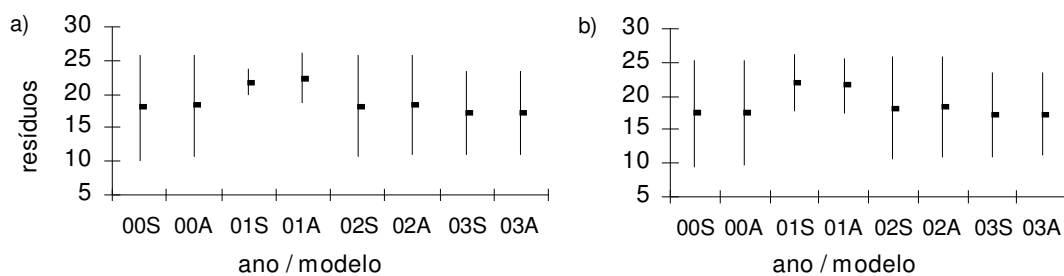


Figura 4.3. Distribuições dos erros absolutos (média $\pm 2\delta$) relativos ao crescimento de *S. angustissima*. ZI menor (a) e ZI maior (b). S = simétrico e A = assimétrico.

Regulação da sobrevivência de *S. angustissima* - Em relação à menor ZI, os modelos assimétricos apresentaram menores AICcs para os dados de 2000 e 2003, e os modelos assimétricos para os dados de 2001 e 2002 (tabela 4.4). Já nas ZIs maiores, os modelos assimétricos mostraram AICcs menores para os dados dos quatro anos. Os r^2 não sustentam os resultados do AICc desta vez, já que modelos simétricos apresentaram maiores r^2 para os dados de 2002 menor ZI e 2003 maior ZI, conjuntos de dados para os quais os modelos assimétricos apresentaram os menores AICcs.

Foram obtidos menores AICcs para a menor ZI em quatro dos oito conjuntos de dados (tabela 4.4).

Dos dezesseis modelos formulados, quatro são estatisticamente significantes: assimétrico de 2001 na menor ZI, assimétrico e simétrico de 2001 na maior ZI, e simétrico de 2003 na maior ZI (tabela 4.4). Considerando apenas estes conjuntos de dados, os modelos assimétricos apresentaram AICcs menores em todos eles.

Tabela 4.4. Significância dos modelos relativos à sobrevivência de *S. angustissima*

ZI menor										
SIMÉTRICO						ASSIMÉTRICO				
Ano	n	r ²	F	p	AICc	n	r ²	F	p	AICc
2000	8	0,2456	1,9532	0,2126	- 114,19	10	0,1235	1,1274	0,3149	139,86
2001	11	0,0491	0,4643	0,5112	157,74	14	0,4214	8,7384	0,0093	8,03
2002	6	0,2480	1,3188	0,2742	- 55,44	8	0,1249	0,8564	0,3848	- 121,86
2003	6	0,2631	1,4278	0,2334	- 56,23	10	0,0011	0,0092	0,9250	0
ZI maior										
2000	14	0,0130	0,1586	0,6861	1,40	20	0,0290	0,5372	0,4747	0
2001	18	0,2730	6,0082	0,0256	- 34,70	26	0,4018	16,1209	0,0008	- 67,87
2002	14	0,0037	0,0442	0,8397	- 8,66	18	0,1000	1,7768	0,1952	- 39,24
2003	12	0,3364	5,5767	0,0432	9,38	20	0,1681	3,6362	0,0736	- 52,47

Todos os modelos significativos apresentaram coeficientes negativos (tabela 4.5), que caracterizam relações inversamente proporcionais entre a vizinhança equivalente e a sobrevivência dos infantes.

Tabela 4.5. Modelos significativos relacionados à sobrevivência de *S. angustissima*. S = simétrico, A = assimétrico.

Modelo	Ano	ZI	b	t	p
S	2001	maior	- 0,0927	2,4512	0,0256
A	2001	menor	- 0,0159	2,9561	0,0093
A	2001	maior	- 0,1520	4,0151	0,0008
S	2003	maior	- 0,0679	2,3615	0,0432

As análises das distribuições dos resíduos mostram uma tendência de os modelos assimétricos apresentarem resíduos maiores e com maior variabilidade do que os modelos simétricos (figura 4.4).

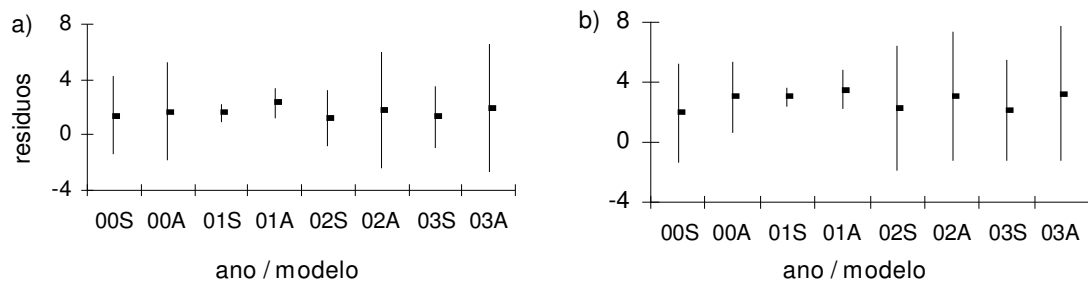


Figura 4.4. Distribuições dos erros absolutos (média \pm 2 δ) relativos à sobrevivência de *S. angustissima*. ZI menor (a) e ZI maior (b). S = simétrico e A = assimétrico.

No caso de *A. anthelmia* só havia dados suficientes para testar os modelos de crescimento. Os resultados foram muito semelhantes aos obtidos para os modelos de crescimento de *S. angustissima*. Assim sendo, por não acrescentar nada à discussão, foram aqui omitidos.

DETECÇÃO DE REGULAÇÃO

Foi utilizado o modelo assimétrico, o qual se ajustou melhor aos dados.

Quanto ao crescimento, foram detectados processos regulatórios na população de *S. angustissima* em apenas dois conjuntos de dados: juvenis I em 2003 e pré-reprodutivos em 2000 (tabela 4.6).

Tabela 4.6. Modelos de regressão para o crescimento de *S. angustissima*.

RAIO	2000		2001		2002		2003		2004	
	r1	r2	r1	r2	r1	r2	r1	r2	r1	r2
INFANTES										
r^2	0,0016	0,0001	0,0057	0,0000	0,0077	0,0037	0,0000	0,0008	0,0182	0,0003
F	0,2868	0,0238	0,9922	0,0540	1,5946	0,7608	0,0072	0,1635	3,2284	0,0443
<i>p</i>	0,6342	0,8956	0,4061	0,9504	0,2030	0,3815	0,9340	0,6872	0,0701	0,8320
JUVENIS I										
r^2	0,0588	0,0113	0,0134	0,0087	0,0221	0,0222	0,0682	0,0000	0,0120	0,0056
F	3,2473	0,5920	0,9078	0,5889	1,5355	1,5428	4,9030	0,0000	0,6700	0,3113
<i>p</i>	0,0774	0,4580	0,3348	0,4608	0,2203	0,2095	0,0310	0,9970	0,4294	0,5848
b	-	-	-	-	-	-	-0,0133	-	-	-
t	-	-	-	-	-	-	2,2143	-	-	-
<i>p</i>	-	-	-	-	-	-	0,0310	-	-	-
JUVENIS II										
r^2	0,0615	0,1422	0,1009	0,0225	0,0144	0,0098	0,0057	0,0038	0,0036	0,0848
F	0,7861	1,9885	1,1218	0,2304	0,4371	0,2962	0,1607	0,1069	0,0107	0,2780
<i>p</i>	0,3618	0,1906	0,3709	0,7251	0,5226	0,6029	0,6960	0,7405	0,9312	0,6516
PRÉ-REPRODUTIVOS										
r^2	0,2450	0,3987	0,3520	0,3949	0,0012	0,0256	0,0055	0,0031	-	-
F	2,9197	5,9669	2,7166	3,2628	0,0153	0,3416	0,0440	0,0248	-	-
<i>p</i>	0,1214	0,0361	0,1627	0,1289	0,8961	0,5742	0,8422	0,8757	-	-
b	-	-0,1493	-	-	-	-	-	-	-	-
t	-	2,4427	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>p</i>	-	0,0361	-	-	-	-	-	-	-	-
REPRODUTIVOS										
r^2	0,0059	0,0016	0,1181	0,1023	0,0637	0,0497	0,0110	0,0205	0,0001	0,0666
F	0,0896	0,0235	1,3394	1,1393	1,2239	0,9408	0,0303	0,5866	0,0019	0,9281
<i>p</i>	0,7663	0,8752	0,2703	0,3205	0,2904	0,3378	0,8728	0,4513	0,9653	0,3550

No caso de *A. anthelmia* foi detectada regulação em apenas um conjunto de dados, o de juvenis em 2001 (tabela 4.7).

Tabela 4.7 Modelos de regressão para o crescimento de *A. anthelmia*.

	2000		2001		2002		2003		2004	
RAIO	r1	r2	r1	r2	r1	r2	r1	r2	r1	r2
INFANTES										
r^2	0,0099	0,0021	0,0003	0,0069	0,0071	0,0030	0,0006	0,0001	0,0292	0,0285
F	0,4990	0,1034	0,0166	0,4095	0,4670	0,1929	0,0397	0,0050	1,5349	1,4976
p	0,5301	0,7608	0,9054	0,5381	0,4053	0,7946	0,8607	0,9501	0,1970	0,2617
JUVENIS										
r^2	0,0231	0,4696	0,6288	0,0283	0,0976	0,0134	0,1417	0,0709	-	-
F	0,1181	4,4273	11,8597	0,2036	0,7568	0,0949	0,9902	0,4580	-	-
p	0,8256	0,1444	0,0130	0,6993	0,4718	0,8116	0,3484	0,5973	-	-
b	-	-	-0,2630	-	-	-	-	-	-	-
t	-	-	3,4438	-	-	-	-	-	-	-
p	-	-	0,0130	-	-	-	-	-	-	-
PRÉ-REPRODUTIVOS										
r^2	-	-	-	-	0,0169	0,2176	-	-	-	-
F	-	-	-	-	0,1031	1,6686	-	-	-	-
p	-	-	-	-	0,7900	0,2599	-	-	-	-
REPRODUTIVOS										
r^2	-	-	-	-	0,2699	0,3490	0,0039	0,0626	-	-
F	-	-	-	-	1,8482	2,6804	0,0274	0,4675	-	-
p	-	-	-	-	0,2278	0,1523	0,8666	0,6552	-	-

Quanto à sobrevivência, para *S. angustissima* a amostra só foi suficiente para avaliar a classe de infantes, para a qual foi detectado processo regulatório apenas para o ano de 2001 (tabela 4.8).

Tabela 4.8. Modelos de regressão para a sobrevivência de *S. angustissima*.

RAIO	2000		2001		2002		2003		2004	
	r1	r2	r1	r2	r1	r2	r1	r2	r1	r2
INFANTES										
r^2	0,1235	0,0290	0,4214	0,4018	0,1249	0,1000	0,0011	0,1681	0,0007	0,0199
F	1,1274	0,5372	8,7384	16,1209	0,8564	1,7768	0,0092	3,6362	0,0114	0,5083
<i>p</i>	0,3149	0,4747	0,0093	0,0008	0,3848	0,1952	0,9250	0,0736	0,9233	0,4884
<i>b</i>	-	-	-0,0159	-0,1520	-	-	-	-	-	-
<i>t</i>	-	-	2,9561	4,0151	-	-	-	-	-	-
<i>p</i>	-	-	0,0093	0,0008	-	-	-	-	-	-

Para *A. anthelmia*, a amostra só foi suficiente para avaliar a população no ano de 2001, mas não foi detectado processo regulatório (tabela 4.9).

Tabela 4.9. Modelos de regressão para a sobrevivência de *A. anthelmia*.

RAIO	2000		2001		2002		2003		2004	
	r1	r2	r1	r2	r1	r2	r1	r2	r1	r2
INFANTES										
r^2	-	-	0,0314	0,1011	-	-	-	-	-	-
F	-	-	0,0972	0,4498	-	-	-	-	-	-
<i>p</i>	-	-	0,7937	0,5394	-	-	-	-	-	-

DISCUSSÃO

Sementes

A relação de dependência entre a frequência de remoção e a densidade de propágulos detectada tem o potencial de reorganizar a estrutura espacial das sementes, que correspondem

ao estágio inicial do ciclo de vida de plantas. Apesar de o destino dos propágulos removidos não ser conhecido, o fato de sua remoção se intensificar quando a sua densidade é maior, significa que provavelmente os agrupamentos mais densos tendem a ser desfeitos. Se a remoção ocorre via predação, ou seja, com a morte do embrião, há apenas uma redução do montante inicial de sementes, sendo que essa redução se concentra onde estas se encontram mais adensadas. Se, além da predação, ocorre um simples remanejamento das posições dos propágulos, os propágulos removidos são justamente aqueles que se encontram mais adensados. Assim sendo, qualquer que seja o destino do propágulo removido, por essa remoção ser proporcionalmente dependente da densidade de propágulos, o resultado será um maior espalhamento das sementes que irão constituir a próxima geração da população.

Algumas implicações decorrem desse fato, e pelo menos uma delas pode ser deduzida diretamente destes resultados: a redução do estresse populacional causado por competição intraespecífica. Em outras palavras, a maior dispersão e conseqüente diluição dos agregados de sementes necessariamente diminuem a quantidade e a intensidade de interações competitivas entre os membros da população, o que, em última instância, tende a provocar um aumento na taxa de crescimento populacional, caso não haja alterações em outros fatores capazes de influenciá-la.

Em contrapartida, ocorre uma atenuação de pressões seletivas que atuam no sentido de favorecer indivíduos mais resistentes à escassez de recursos.

Outra implicação é a alteração da estratégia de colonização de novos sítios favoráveis, que passa a ser feita através da dispersão dos propágulos por uma área maior, e não mais pela concentração de propágulos em uma área menor. Isto significa que a probabilidade de que um propágulo atinja um sítio favorável à germinação da semente se torna maior, apesar de que um número relativamente menor destes propágulos tenderá a atingir este sítio. Para *S. angustissima* esta segunda estratégia parece ser vantajosa, pois como aparentemente não há

restrições de hábitat para a germinação de suas sementes, os sítios favoráveis se resumem ao espaço físico disponível. Como este varia no tempo e no espaço, de acordo com a dinâmica da vegetação, a estratégia de aumentar a dispersão das sementes permitirá que a população tenha maiores chances de encontrá-los e colonizá-los (Levin et al. 2003). A consequência disso, em última instância, tende a ser um aumento da taxa de crescimento populacional, caso não haja alterações em outros fatores capazes de influenciá-la. Enfim, a remoção pós-dispersão dos propágulos de *S. angustissima* é mais uma característica, dentre as outras citadas no capítulo anterior, a lhe conferir vantagens na colonização de novas áreas.

Em relação à estrutura genética da população, como o fluxo gênico se dá por migração de sementes, além de pólen, a remoção pós-dispersão dos propágulos influencia o fluxo gênico da população e, conseqüentemente, a distribuição de sua variabilidade genética (Ouborg et al. 1999). No caso de *S. angustissima*, se o processo de remoção pós-dispersão de seus propágulos, que é densidade dependente, provoca um remanejamento dos mesmos, sem que a semente morra, pode então estar contribuindo para homogeneizar a distribuição da variabilidade genética da população.

Por ter sido detectada nos dois anos de estudo, a relação entre remoção e densidade parece ser consistente. Entretanto, a variação que se observa nos coeficientes obtidos para os dois anos mostra que essa relação parece ser influenciada também por elementos estocásticos. Tabarelli & Mantovani (1996) e Schupp (1988) também detectaram variações supostamente estocásticas nos resultados de seus experimentos. Tais fatores estocásticos podem estar relacionados a variações na distribuição dos agentes responsáveis pela remoção dos propágulos, por uma redução de suas abundâncias, ou mesmo por influência destes dois fatores atuando em conjunto.

Este processo de remoção densidade-dependente atua como um filtro, pois suaviza as variações intra-anuais na abundância de sementes. Entretanto, como as populações vêm sendo

estudadas em censos anuais, seus impactos a cada censo tornam-se quase imperceptíveis.

Plântulas

Os resultados das análises de detecção de regulação reforçam as evidências previamente encontradas (rever capítulo 2) da atuação de um processo de mortalidade densidade-dependente na dinâmica das plântulas de *S. angustissima*. Essas análises indicam ainda que se trata de um processo suave, sendo duas as evidências nesse sentido: a primeira diz respeito ao fato de que, mesmo atuando, esse processo não foi capaz de estabilizar a abundância das plântulas ao longo do período de estudo, já que no início de 2002 havia algo em torno de 20 plântulas amostradas e, ao final de 2004, esse montante estava em torno de 50 plântulas (figura 2.1). A segunda evidência vem diretamente dos testes de detecção deste processo. Os testes das séries históricas individuais possuíam uma quantidade menor de informação, já que eram aplicados sobre amostras menores, e por isso tinham um poder menor de detecção. Sendo assim, provavelmente só conseguiriam detectar processos regulatórios fortes. Nenhum destes testes, contudo, detectou qualquer processo regulatório. Já as análises feitas com os dados agrupados foram aplicadas em base em amostras maiores e, portanto, possuíam maiores sensibilidades para detectar processos regulatórios mais fracos. Mais ainda, apesar de ambas terem sido significativas, foi a análise baseada na frequência de mortes que mostrou os resultados mais contundentes. Essa análise, por não depender da intensidade do processo de mortalidade, mas apenas da ocorrência de morte, pode ser considerada, dentre as três aqui utilizadas, a mais sensível para a detecção de processos regulatórios fracos.

Processos de regulação de abundância baseados em mortalidade densidade-dependente já foram detectados anteriormente na dinâmica de plântulas em florestas tropicais pluviais (Nadolny 1999, Webb & Peart 1999). Nadolny (1999) detectou mortalidade densidade-

dependente em plântulas de *Argyrodendron actinophyllum* (Sterculiaceae) em uma floresta pluvial tropical australiana, o mesmo tipo de processo detectado por Webb & Peart (1999) para 4 das 15 espécies arbóreas mais abundantes de uma floresta pluvial tropical de Bornéu.

No caso de *S. angustissima*, há evidências de que a mortalidade de suas plântulas é densidade-dependente e influenciada pela pluviosidade, já que ocorre com maior intensidade na época de seca (figura 2.1). Entretanto, a pluviosidade não pode ser considerada o único fator determinante desta mortalidade, na medida em que a mesma começa a se intensificar ainda no final da estação chuvosa (figura 2.2), época em que ainda não parece haver estresse hídrico.

Infelizmente, não há muitas informações sobre as causas de morte das plântulas desta população. Na grande maioria das ocasiões, simplesmente não eram encontrados vestígios das plântulas, que conseqüentemente eram dadas como mortas. Esse problema também foi enfrentado por Webb & Peart (1999), que também não conseguiram encontrar vestígios da maior parte das plântulas das 15 espécies arbóreas que estudaram. No caso de *S. angustissima*, em duas ocasiões foi possível encontrar a base do caule, como se a porção superior da plântula tivesse sido arrancada. Em outras quatro ocasiões, a plântula foi encontrada arrancada, mas ainda sobre a parcela. Mais freqüentemente, contudo, em cerca de dez ocasiões, a plântula foi encontrada ressecada e murcha, mas ainda enraizada.

Não foi constatada qualquer morte em decorrência da queda de liter nas 10 subparcelas que foram selecionadas para este estudo. Entretanto, não se descarta que possam ter ocorrido mortes dessa natureza, já que isso foi observado em outras subparcelas.

Em seus estudos em Bornéu, Webb & Peart (1999) concluíram que a principal causa da mortalidade densidade-dependente das populações de plântulas que estudaram foi a atuação de patógenos; enquanto que Nadolny (1999) concluiu, no caso de *A. actinophyllum*, na Austrália, que relações não tróficas do tipo procura de alimento por pequenos mamíferos

foi a causa da mortalidade densidade-dependente das plântulas que observaram. Enfim, nenhum destes trabalhos, realizados em florestas tropicais pluviais, aponta o estresse hídrico como principal causa da mortalidade das plântulas.

Plântulas arrancadas pela raiz, como foi observado para *S. angustissima*, são as evidências apontadas por Nadolny (1999) e Gillman & Ogden (2003) de morte causada em decorrência da procura de alimento por pequenos mamíferos, enquanto que vestígios de caules cortados em sua parte superior, também observados no caso de *S. angustissima* são, para estes mesmos autores e também para Webb & Peart (1999), evidências de morte causada em decorrência de predação por vertebrados.

Nestes termos, parece que a mortalidade das plântulas de *S. angustissima* é causada por mais de um fator. O processo de mortalidade densidade-dependente na dinâmica das plântulas dessa população tem início no final da estação chuvosa, por influência de predação e de interações não tróficas, e têm seu ápice na estação seca, em decorrência do estresse hídrico que esta provoca. Considerando as características da série histórica da mortalidade, e as evidências observadas em campo sobre as causas das mortes e suas frequências relativas, pode-se afirmar ainda que o principal determinante deste processo regulatório é o estresse hídrico, embora os impactos da predação e das interações não tróficas surjam primeiro a cada ano.

Assim como no caso das sementes, a regulação da abundância das plântulas atua como um filtro, na medida em que suaviza as variações intra-anuais na abundância das plântulas. Entretanto, como as populações vêm sendo estudadas em censos anuais, seus impactos a cada recenseio também se tornam quase imperceptíveis.

Plantas

SELEÇÃO DO MODELO DE REGRESSÃO

Schefflera angustissima

Em relação ao crescimento, os valores de AICc indicam que os modelos simétricos seriam os melhores, já que mostraram menores AICcs para seis dos oito conjuntos de dados estudados. Entretanto, os oito Δ AICcs foram menores do que uma unidade e deltas menores do que duas unidades, a grosso modo, indicam que o modelo com maior AICc não pode ser desprezado (Burnham & Anderson 1998). As diferenças entre os coeficientes de determinação também são muito pequenas e, assim, não contribuem com qualquer informação relevante. A propósito, os coeficientes de determinação são aqui discutidos apenas como informação adicional, já que não são bons critérios para a seleção de modelos (Burnham & Anderson 1998).

Na análise de robustez os modelos também não apresentaram diferenças quanto aos padrões de produção de resíduos que possam ser consideradas significativas.

Em suma, não houve diferenças significativas entre os modelos de regulação do crescimento e, portanto, nenhum deles pôde ser considerado superior.

Os modelos ajustados para a menor ZI apresentaram menores AICcs em seis dos oito conjuntos de dados mas, novamente, isso não pode ser levado em consideração, já que os valores de Δ AICc foram muito pequenos.

Os valores de AICc calculados para a análise de sobrevivência apontam os modelos assimétricos como os melhores, já que apresentaram AICcs menores em seis dos oito conjuntos de dados estudados. Como os valores dos Δ AICc, com exceção do valor relativo aos dados de 2000 maior ZI, foram maiores do que dez unidades, isso indica que, a grosso modo, os modelos com maiores valores de AICc (neste caso os simétricos) devem ser desprezados (Burnham & Anderson 1998).

A comparação dos coeficientes de determinação neste caso não apresenta qualquer informação relevante, já que cada modelo apresentou quatro coeficientes maiores do que o outro.

Das quatro detecções de processos regulatórios, duas foram feitas por modelos simétricos e duas por modelos assimétricos, mas em todas elas os modelos assimétricos apresentaram os menores valores de AICc. Dentre todas, as mais importantes dizem respeito aos dados de 2001 para a ZI maior, quando ambos os modelos detectaram o processo regulatório, o que facilita a comparação de seus desempenhos. Neste caso, o modelo assimétrico mostrou-se muito mais sensível ao processo ($p = 0,0008$ contra $p = 0,0256$ do modelo simétrico). Como os dois modelos confirmaram a presença do processo regulatório neste conjunto de dados, seria esperado que mostrassem resultados próximos para os dados de menor ZI deste mesmo ano. De fato, o modelo assimétrico detectou o processo também para a menor ZI ($p = 0,0093$), o que o modelo simétrico não foi capaz de fazer ($p = 0,5112$). Quanto ao quarto processo regulatório identificado, relativo aos dados de 2003, ZI maior, o modelo simétrico foi o responsável pela detecção, com a probabilidade $p = 0,0432$, enquanto que o modelo assimétrico apresentou uma probabilidade $p = 0,0736$, não detectando o processo. De fato, a diferença de desempenho entre os dois modelos foi muito pequena, mesmo sendo decisiva para o resultado dos testes de hipótese; e as diferenças entre suas probabilidades e o nível de significância dos testes foram menores ainda, particularmente no caso do modelo simétrico. Sendo assim, a performance dos modelos, especificamente em relação a este conjunto de dados, foi semelhante, mesmo um deles tendo mostrado resultados significativos e o outro não.

Nas análises de robustez relacionadas à sobrevivência, os modelos simétricos mostraram-se mais robustos, devido à sua tendência de apresentar resíduos menores e também à sua maior precisão, relacionada às menores variabilidades nas distribuições dos resíduos.

Em suma, apesar da maior robustez dos modelos simétricos relacionados à sobrevivência, os modelos assimétricos se ajustaram melhor aos dados, como indicam as análises dos valores dos AICc, o que provavelmente responde por sua melhor performance, expressa em sua maior sensibilidade na detecção dos processos regulatórios.

Em relação às análises focadas na sobrevivência, os modelos ajustados para as menores ZIs apresentaram menores AICCs em metade dos oito conjuntos de dados. Isto indica que a população é pouco agregada, pois do contrário os modelos se ajustariam melhor aos dados das menores ZIs.

Andira anthelmia

Nenhum dos Δ AICCs obtidos dos modelos de regulação de crescimento foram menores do que uma unidade e, portanto, as diferenças entre modelos simétricos e assimétricos não são significativas. Quanto aos modelos de regulação da sobrevivência, a amostra foi suficiente apenas para comparar os modelos relativos aos dados de 2001 na ZI maior, mas a diferença entre eles também foi insignificante.

DETECÇÃO DE REGULAÇÃO

Os dados foram coletados sem que houvesse interferência na dinâmica da população. Sendo assim, as variações anuais nos tamanhos das amostras das análises de regulação do crescimento são naturais, decorrentes da morte de infantes, do recrutamento de indivíduos menores, da transição de infantes para a classe de juvenis e ainda de casos raros de regressões de plantas maiores, que rebrotaram após injúrias mecânicas causadas por queda de serrapilheira ou ataque de lianas.

O ano de 2001 parece ter sido particularmente difícil para a população, já que a taxa de mortalidade de infantes foi de 30%; contra 13% em 2000, 9% em 2002, 8% em 2003 e 10%

em 2004. Essa condição atípica pode ter sido responsável pelo fato de os modelos de 2001 relativos às taxas de crescimento terem apresentado resíduos relativamente maiores na avaliação de robustez. Mais do que isso, essa alta mortalidade parece ter tornado mais explícito o processo de regulação da abundância da população.

Não foi detectada regulação do crescimento. Acredita-se que, de fato, não aconteceu este tipo de regulação, pois, do contrário, deveria ter sido detectada por pelo menos um dos modelos. Alvarez-Buylla (1994) também não encontrou evidências deste tipo de regulação em seus estudos sobre uma população de *Cecropia obtusifolia* (Moraceae), outra espécie de árvore tropical, mas ela fez análises separadas para diferentes classes de tamanho de vizinhos, ao invés de uma única análise incorporando toda a assimetria da vizinhança. É possível que dessa maneira a análise deixe de utilizar uma parte da informação contida nos dados, o que pode ser importante para a detecção do processo de regulação. Condit et al. (1994) estudaram duas espécies de arvores neotropicais e detectaram crescimento densidade-dependente em uma delas, mas eles também conduziram análises separadas para diferentes classes de tamanho de vizinhos e não usaram regressões lineares como método de detecção.

Nas análises baseadas nas taxas de sobrevivência, entretanto, quatro dos dezesseis modelos produzidos foram estatisticamente significativos. Em todos estes casos, as relações entre sobrevivência e vizinhança foram inversamente proporcionais, o que as caracteriza como regulação densidade-dependente (Berryman et al. 2002). Peters (2003), Alvarez-Buylla (1994) e Condit et al (1994) também detectaram este tipo de regulação e, para pelo menos uma parte de seus dados, este processo regulatório parece ter sido gerado por competição assimétrica. Peters (2003) estudou muitas árvores tropicais, mas também analisou separadamente diferentes classes de tamanho de vizinhos.

Os resultados obtidos na detecção de processos regulatórios não são suficientes para confirmar o padrão apontado pelas análises de padrões espaciais. De início, seria esperado que

a regulação fosse detectada preferencialmente nas classes de plantas menores, pois estas, além de serem mais densas, como mostram as análises de padrões espaciais, estão sujeitas a pressões competitivas relativamente maiores, já que competem com plantas de maior porte. Este tipo de competição assimétrica foi detectada para a população de *S. angustissima*. Os trabalhos de Blundell & Peart (2004), Peters (2003) e Condit et al (1994), sobre populações de espécies arbóreas tropicais, também apresentam evidências nesse sentido. O que se obteve para *S. angustissima* foi uma detecção para juvenis I e outra para pré-reprodutivos, ambas relacionadas a crescimento, e apenas uma para infantes, relacionada à sua sobrevivência. Todas em anos diferentes. Para *A. anthelmia* houve uma única detecção, para juvenis, e não para infantes.

Seria ainda esperado que as plantas de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*, cujas características de história de vida as definem como típicas de ambientes sujeitos a estresses ambientais, respondessem a esses estresses primeiramente restringindo o crescimento, em favor de sua sobrevivência. A morte portanto ocorreria só àquelas plantas para as quais a restrição de crescimento não teria sido suficiente para resguardar os recursos necessários para garantir a sobrevivência. Conseqüentemente, seria esperado detectar regulação de crescimento para as classes que apresentaram regulação de sobrevivência; e seria pouco provável detectar regulação de sobrevivência para classes que não apresentaram regulação de crescimento. A única detecção de regulação de sobrevivência para *S. angustissima* não veio acompanhada de uma detecção de regulação de seu crescimento. Para *A. anthelmia* não houve dados suficientes para testar a regulação da sobrevivência de juvenis em 2001, ano em que foi detectada regulação em seu crescimento.

A metodologia utilizada para detectar processos densidade-dependentes está também sujeita a distorções que poderiam comprometer a interpretação dos resultados. As detecções destes processos estão sujeitas a um viés crescente, que é a interferência de competidores de

outras espécies no desempenho das plantas foco. Como a zona de influência de cada planta foi definida de forma proporcional a seu tamanho, as classes mais avançadas dos ciclos de vida estão mais sujeitas a este tipo de interferência, a qual é esperada em comunidades de tamanha diversidade biológica como as florestas tropicais. Este viés ocorre no sentido de favorecer detecções de processos que não são genuinamente intraespecíficos, e por isso tais detecções precisam ser avaliadas com cautela.

Em verdade, os resultados obtidos não só negaram suporte à hipótese levantada no capítulo anterior sobre o papel da regulação populacional nas dinâmicas de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*, como falharam em apontar qualquer outro padrão que viesse a sugerir uma hipótese alternativa a esse respeito.

Em seu estudo de uma população de *Faramea occidentalis* (Rubiaceae), na ilha de Barro Colorado, Panamá, Condit et al. (1994) enfrentaram dificuldade semelhante. Para tal população, o processo de regulação foi detectado de 1982-1985, e não mais entre 1985-1990. Os autores suspeitaram que esse efeito estivesse relacionado uma severa seca, em 1983, devido ao fenômeno climático El Niño. Desta forma, o processo de regulação detectado teria sido resultante de uma queda na capacidade de suporte do meio ambiente, devido à seca, e não propriamente a um aumento na densidade local de *F. occidentalis*. Por fim, os autores questionaram se os processos densidade-dependentes detectados seriam realmente capazes de influenciar a dinâmica populacional de *F. occidentalis*.

Em seu estudo de uma população de *Shorea quadrinervis* (Dipterocarpaceae) em Borneo, Blundell & Peart (2004) detectaram processos densidade-dependentes para a sobrevivência de juvenis e para crescimento e sobrevivência de adultos, estes últimos em relação a vizinhos do mesmo porte. Os autores enfatizam a dificuldade de inferir os papéis dos processos densidade-dependentes detectados na dinâmica populacional, mas estes foram considerados importantes, pois havia evidências de que eram recorrentes.

Os casos das populações de *S. angustissima* e de *A. anthelmia* se parecem mais com o de *F. occidentalis*. As detecções dos processos densidade-dependentes não foram recorrentes e a detecção mais consistente (ocorreu para as duas zonas de vizinhança), que corresponde à de regulação de sobrevivência em infantes de *S. angustissima* ocorreu no ano de 2001, o de maior mortalidade para essa população, o que pode estar relacionado a alguma alteração das condições ambientais. Tal alteração nas condições ambientais, entretanto, provavelmente não estaria relacionada à pluviosidade, já que 2001 não foi o ano menos chuvoso.

Estes resultados sugerem então que as populações tanto de *S. angustissima* como de *A. anthelmia* estão sujeitas à regulação de suas taxas demográficas por processos densidade-dependentes. Entretanto, como estes processos se mostraram pouco freqüentes e não recorrentes, acredita-se que, atualmente, exerçam pouca influência nas dinâmicas destas populações, particularmente na população de *A. anthelmia*, que é a menos densa.

O fato de *S. angustissima* e *A. anthelmia* serem sujeitas a processos regulatórios, mas estarem sendo pouco influenciadas por eles, sugere ainda que ambas encontram-se em um estado de relativo equilíbrio com seu meio ambiente (ou seja, não haveria muita necessidade de regulação). Nessas condições, as respostas densidade-dependentes podem ser tão restritas ou fracas que seus impactos acabam se confundindo com as variabilidades dos erros amostrais e, portanto, não são detectadas (Murdoch 1994). Por outro lado, estas respostas podem simplesmente ser muito poucas e esporádicas. Sob qualquer uma destas hipóteses, entretanto, os processos regulatórios exerceriam pouca influência nas dinâmicas populacionais.

CONCLUSÕES

A competição intraespecífica mostrou ser assimétrica para *S. angustissima*. No caso de *A. anthelmia* não foram encontradas evidências nesse sentido, mas a amostra era muito reduzida e, portanto, as análises não podem ser consideradas conclusivas.

As regulações das densidades de propágulos e de plântulas observadas para *S. angustissima* funcionam basicamente como um filtro, suavizando as variações intra-anuais de abundância nestas classes. Entretanto, como as populações vêm sendo recenseadas anualmente, os impactos destes processos acabam sendo diluídos a cada censo. Nas outras etapas dos ciclos de vida, tanto de *S. angustissima* como de *A. anthelmia*, os processos regulatórios foram esporádicos e, em geral, pouco consistentes.

Enfim, os resultados indicam que ambas as populações estão sujeitas à regulação de suas taxas demográficas, mas que estes processos atualmente exercem pouca influência em suas dinâmicas populacionais, especialmente se estas dinâmicas forem observadas em escala anual ou de períodos de tempo maiores. A influência destes processos é ainda menor no caso de *A. anthelmia*, que é a menos densa. Essa situação sugere que ambas encontram-se em um estado de relativo equilíbrio com seu meio ambiente. Nessas condições, as respostas densidade-dependentes podem ser tão restritas ou fracas que seus impactos acabam se confundindo com as variabilidades dos erros amostrais e, portanto, não são detectadas.

CAPÍTULO 5

Os estádios atuais de desenvolvimento das populações
de *S. angustissima* e *A. anthelmia*

RESUMO

A dinâmica futura de uma população pode ser influenciada por sua estrutura inicial. Eventualmente, com o tempo, esta estrutura assume uma configuração estável, e a proporção de indivíduos nas diferentes etapas do ciclo de vida torna-se constante. A partir daí a dinâmica torna-se independente da estrutura inicial. A fase anterior a essa configuração estável é chamada de transiente, e a fase posterior a ela é chamada de assintótica. As dinâmicas transiente e assintótica podem sugerir estratégias de manejo distintas. Portanto, antes de se propor qualquer plano de manejo é necessário diagnosticar em qual destas fases a população se encontra. Os objetivos neste capítulo são: (1) caracterizar suas dinâmicas de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*, (2) determinar se suas populações estão sob dinâmica transiente ou assintótica, (3) inferir seus estágios atuais de desenvolvimento e (4) em caso de risco de extinção, propor diretrizes de manejo para reduzi-los a níveis inferiores a 5%.

As análises basearam-se em modelos matriciais determinísticos. Para determinar se as populações estão em fase transiente ou assintótica foram comparadas suas estruturas estádio-estáveis com suas estruturas atuais. Os períodos transientes foram inferidos dos tempos necessários para que as variações dos λ s obtidos das projeções dos modelos se tornassem menores do que 0,00005. Os λ s foram ainda considerados medidas das aptidões relativas das populações ao meio ambiente. As diretrizes de manejo foram retiradas das elasticidades e ponderadas pelas oportunidades, indicadas pelas taxas vitais das populações. Os limites superiores dos intervalos de confiança dos λ s foram adotados como metas para o manejo.

Ambas as populações estão sob dinâmica transiente, mas a abundância de *A. anthelmia* oscila com maiores frequência e amplitude. Tal fase pode durar ainda 47 anos para *S. angustissima*, e 63 anos para *A. anthelmia*. A população de *S. angustissima* é aparentemente jovem, pois não possui adultos senescentes. Mostrou-se também mais adaptada ao meio ambiente. Já as plantas de *A. anthelmia* estão tendo dificuldades para avançar em seu ciclo de vida, o que parece justificar sua menor aptidão. As duas populações encontram-se sob risco de extinção, e para reduzi-los a níveis inferiores a 5%, *S. angustissima* precisa aumentar seu λ em 0,0662, e *A. anthelmia* em 0,1001. As diretrizes de manejo apontadas pelas elasticidades não garantiram o cumprimento destas metas. Foi necessário manejar também taxas de baixas elasticidades, mas de altas sensibilidades. As estratégias mais eficientes para atingir tais metas de manejo seriam a remoção prévia dos galhos e árvores mortas, que ameaçam cair sobre as plantas, e o controle de lianas. Entretanto, só o controle de lianas parece ser factível.

ABSTRACT

The future dynamics of a population can be influenced by its initial structure. Occasionally, with time elapsing, this structure assumes a stable configuration and the proportion of individuals along the life cycle stages becomes constant. From this point on, the population dynamics becomes independent of the population's initial structure. The phase before this stable configuration is called transient, while the phase after this, is called asymptotic. Transient and asymptotic dynamics can suggest distinct management strategies. Therefore, before proposing any kind of management plan it is necessary to diagnose which of these two phases is governing the population dynamics. The objectives of this chapter are: (1) to characterize the *S. angustissima* and *A. anthelmia* dynamics, (2) to determine whether the populations are under transient or asymptotic dynamics, (3) to infer their current developmental stages and (4) in case of extinction risk, to propose management guidelines to reduce it to levels lower than 5%.

The analyses were based on deterministic matrix models. In order to find out whether the populations are under transient or asymptotic phase, their stable stage structures were compared to their sampled structures. Transient periods were inferred from the time needed for the variability of the λ s to become lower than 0,00005. The λ s were also taken as measures of the populations' relative fitness to the environments. The management guidelines were taken from elasticities and constrained by the opportunities indicated by the populations' vital rates. The upper limits of the λ s' confidence interval were adopted as management goals.

Both populations are under transient dynamics, although the *A. anthelmia*'s abundance oscillates more frequently and with higher amplitude. This phase can last 47 years for *S. angustissima* and 63 years for *A. anthelmia*. The *S. angustissima* population seems younger, as it lacks senescent adults. It showed a better fitness too. In turn, *A. anthelmia* plants have difficulty in advance on their life cycle, what could justify the species' lower fitness. Both populations are under extinction risks, and in order to lower these risks to levels inferior to 5% *S. angustissima* has to increase its λ in 0,0662 and *A. anthelmia* in 0,1001. The guidelines pointed out by the elasticities analysis did not meet the management goals. It was necessary to manage low elasticities but high sensitivities rates too, like infants growth rates. The most efficient strategies to meet the management goals seem to be the previous removal of dead trees and branches, which could fall over the plants, and to control the lianas. However, only the liana control seems to be feasible.

INTRODUÇÃO

O comportamento dinâmico que uma população irá assumir pode ser muito influenciado pela estrutura inicial que ela possui (Fox & Gurevitch 2000). No caso de espécies arbóreas, por exemplo, a dinâmica de uma população cuja estrutura inicial corresponde exclusivamente a um grupo de plântulas recém estabelecidas certamente será diferente da dinâmica de uma população em cuja estrutura predominam adultos. De maneira simplificada, no primeiro caso, em curto prazo, a taxa de mortalidade será relativamente maior e não haverá fecundidade. No segundo caso, também em curto prazo, a taxa de mortalidade será relativamente menor e haverá fecundidade.

Com o passar do tempo, e por influência de processos demográficos inerentes à dinâmica populacional, como morte, recrutamento e crescimento; o conjunto de indivíduos que compõe a população transita ao longo das diferentes etapas do ciclo de vida da população. Esse fluxo de indivíduos costuma resultar em reconfigurações na estrutura populacional. Eventualmente, a estrutura populacional pode assumir uma configuração estável, onde a proporção de indivíduos nas diferentes etapas do ciclo de vida torna-se constante. Quando a população atinge essa estrutura estádio-estável (EEE) sua dinâmica torna-se independente da estrutura inicial, por meio da qual a população se constituiu.

A dinâmica que precede o momento em que a população atinge uma EEE é conhecida por dinâmica transiente, enquanto que a dinâmica que se desenvolve posteriormente a este momento é chamada de dinâmica assintótica (Caswell 2001, Fox & Gurevitch 2000). As características da dinâmica transiente dependem fundamentalmente das condições iniciais em que a população se encontra e, como esta se modifica ao longo do tempo, dependerão também do período em que a dinâmica será projetada no futuro (Fox & Gurevitch 2000). A segunda etapa da dinâmica populacional é dita assintótica, porque suas propriedades tornam-se

invariantes ao longo do tempo e isso, em termos estatísticos, significa dizer que essa dinâmica se torna estacionária.

Apesar de serem poucas as estimativas publicadas a respeito, o tempo necessário para se atingir uma EEE costuma ser longo para espécies arbóreas. Enright & Watson (1991) e Piñero et al. (1984) consideram que após 256 anos tais espécies provavelmente já terão atingido uma EEE. Entretanto, Enright & Watson (1991) reconhecem que estas estimativas podem variar muito. Dependem, fundamentalmente, de em que etapa do caminho entre sua estrutura inicial e o desenvolvimento de uma EEE a população foi amostrada.

Como as populações estão sujeitas a distúrbios que podem causar alterações em suas estruturas, o processo de formação de uma EEE pode ser retardado. De fato, os impactos de distúrbios podem até mesmo fazer com que populações nunca atinjam uma EEE; ou seja, estas populações nunca entrarão em fase de dinâmica assintótica (Fox & Gurevitch 2000). A fase transiente da dinâmica populacional torna-se então fundamental, pois quaisquer estratégias de manejo ou de conservação de populações que provavelmente não atingirão uma EEE, ou que ainda não a tenham alcançado, para serem efetivas, terão de ser formuladas com base em suas características. De fato, Hastings (2001) sustenta que a dinâmica transiente provavelmente é um fator importante para explicar a persistência de sistemas naturais. Isso corresponde a dizer que a dinâmica transiente pode ser um fator determinante na prevenção da extinção de uma população ou espécie.

Finalmente, como as dinâmicas transiente e assintótica podem sugerir estratégias de manejo distintas (Fox & Gurevitch 2000, Horvitz & Schemske 1995), a opção pela dinâmica que deverá orientar possíveis estratégias de manejo ou conservação deve ser feita com base na fase em que a população se encontra, ou seja, se ela estiver em EEE, deve-se basear tais estratégias em sua dinâmica assintótica, do contrário, em sua dinâmica transiente.

Independentemente do estágio atual de desenvolvimento das populações, suas EEEs

podem ser determinadas matematicamente, com base em modelos matriciais (Caswell 2001, Fox & Gurevitch 2000, Fisch 1999, Horvitz & Schemske 1995, Alvarez-Buylla 1994, Enright & Watson 1991, Piñero et al. 1984). Estas EEEs teóricas, e mais um conjunto de outros parâmetros a elas associados, permitem que se façam avaliações e mesmo comparações detalhadas dos estádios de desenvolvimento e das aptidões (fitness) de diferentes populações.

Poucos estudos demográficos de plantas desenvolvem análise de dinâmica transiente. Um bom exemplo a ser consultado é o trabalho de Fox & Gurevitch (2000), que estudaram uma população do cacto *Coryphantha robbinsorum*, na região sudoeste do Arizona, EUA.

Inferências sobre os comportamentos assintóticos das populações foram deixadas para o próximo capítulo.

Os objetivos neste capítulo são (1) caracterizar as dinâmicas de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*, (2) determinar se suas populações se encontram sob dinâmica transiente ou assintótica, (3) inferir o estágio atual de desenvolvimento das populações e (4), em caso de risco de extinção, propor diretrizes para o manejo das populações no sentido de reduzir tal risco a níveis inferiores a 5%.

Levando-se em consideração que as perturbações antrópicas na vegetação da RFMG, decorrentes do uso do solo para atividades agrícolas, cessaram apenas a cerca de 75 anos, e que não há informações sobre os estádios de desenvolvimento das populações de *S. angustissima* e *A. anthelmia* anteriores a essa época, assumem-se as hipóteses de que (I) as populações de *S. angustissima* e *A. anthelmia* se encontram ainda em fase de dinâmica transiente, e (II) ambas apresentam λ s próximos de 1, situação típica para espécies arbóreas (Enright & Watson 1991), e que sugerem baixas taxas de crescimento ou retração.

Entretanto, como *S. angustissima* mostrou um esforço reprodutivo alto, enquanto que *A. anthelmia* nem mesmo se reproduziu dentro das áreas amostradas, assumem-se ainda as hipóteses de que: (III) *S. angustissima* possui uma taxa de crescimento positiva ($\lambda > 1$), sem

perspectivas de extinção, enquanto que (IV) *A. anthelmia* possui uma taxa de retração ($\lambda < 1$), o que necessariamente implica em risco de extinção.

MATERIAIS E MÉTODOS

Os estudos das dinâmicas transientes e dos estádios atuais de desenvolvimento das populações foram feitos por meio de modelos matriciais determinísticos, os quais foram ajustados aos ciclos de vida das populações, segundo Caswell (2001). Exemplos de construção, análise e interpretação deste tipo de modelo podem ser vistos em Caswell (2001), Fox & Gurevitch (2000), Fisch (1999), Horvitz & Schemske (1995), Alvarez-Buylla (1994), Enright & Watson (1991) e Piñero et al. (1984).

Modelos matriciais

Os modelos podem ser descritos pela equação: $n_{t+1} = An_t$ onde A é uma matriz quadrada i, j , com $i = j$ e representando o número de classes da população. A contém as probabilidades de transição de uma classe para outra, n_t é um vetor coluna que representa as quantidades de indivíduos pertencentes a cada uma das classes i da população, ou seja, sua estrutura no momento t e n_{t+1} é outro vetor coluna, que representa a nova estrutura da população em $t+1$. A matriz A é a mesma descrita no capítulo 2.

A multiplicação da matriz de transição pelo vetor coluna, por repetidas vezes, faz com que assintoticamente a população assuma uma distribuição estádio estável, de acordo com a qual passa a crescer a uma velocidade constante. Esta velocidade é dada pelo autovalor dominante (de maior magnitude) de A e é conhecido como λ . Estes modelos presumem que as

condições ambientais expressas na matriz de transição serão constantes ao longo do tempo, o que se considera pouco provável a longo prazo (Caswell 2001). Sendo assim, o parâmetro λ enquanto medida da taxa de crescimento assintótico é pouco confiável. Contudo, λ é considerado um parâmetro capaz de sintetizar a aptidão (fitness) da população nas condições atuais (Caswell 2001, Horvitz & Schemske 1995, Enright & Watson 1991).

Foram também calculados os valores reprodutivos para cada população, que correspondem aos autovetores esquerdos associados a λ e significam a contribuição de cada um dos estádios do ciclo de vida para a taxa de crescimento populacional (Caswell 1982).

As significâncias dos λ s de cada população foram testadas por meio de reamostragem estatística, via “bootstrap”. A cada iteração, as histórias de vida de cada indivíduo foram sorteadas, aleatoriamente e com reposição, e empregadas na construção de uma nova matriz, da qual era calculado um novo λ . A hipótese nula foi a de ausência de crescimento ou retração nas populações, expressa como $\lambda = 1$. A estatística teste utilizada foi $|\lambda - 1|$, a qual indica um teste de hipótese monocaudal. A distribuição de probabilidades desta estatística foi construída com base em 9.999 iterações baseadas nos λ s reamostrados mais o λ observado. O nível de significância utilizado foi de 5%. Também foram produzidos intervalos de confiança, com base na inequação: $|\lambda - 1| \leq d_{pet(500)}$, onde $d_{pet(500)}$ representa o valor da estatística teste na posição 500 de sua distribuição de probabilidades, que foi ordenada, a posições crescentes, do menor para o maior valor, segundo Caswell (2001).

As apropriações aos testes de significância das taxas que foram ajustadas nos ciclos de vida (correspondente a eventos que não foram observados nas amostras, como a morte de reprodutivos e, especificamente para *A. anthelmia*, a transição de infantes para juvenis), foram feitas da seguinte maneira: a cada iteração, o evento em questão era sorteado, com probabilidade de ocorrência idêntica à taxa anual para ele estimada no capítulo 2. Se o sorteio apontasse para a ocorrência do evento, o mesmo era apropriado à tabela de histórias de vida

com base na qual seriam calculadas as taxas demográficas da matriz de transição.

Para comparar as distribuições empíricas com as distribuições estádio-estáveis utilizou-se o teste G (Sokal & Rohlf 1995, Horvitz & Schemske 1995, Enright & Watson 1991). Para obter as frequências esperadas de acordo com a EEE, multiplicou-se o total de indivíduos da distribuição empírica (observada) pelo vetor estrutura populacional w , que foi obtido em escala proporcional e cuja soma = 1. A análise foi então repetida, excluindo-se de cada um dos ciclos de vida a classe que mais variou em abundância nestes cinco anos, pois suas variabilidades poderiam estar criando viés nas análises. Para *S. angustissima* excluiu-se a classe de sementes e para *A. anthelmia* excluiu-se a classe de plântulas.

O tempo de duração da fase de dinâmica transiente corresponde ao ponto no tempo em que a estrutura populacional torna-se estádio-estável. E isso ocorre ao mesmo tempo em que a taxa de crescimento populacional, o λ , torna-se constante (Caswell 2001). Para determinar este período, foi estudada a variação de λ no tempo. Assumiu-se então, como o tempo exato de duração da fase de dinâmica transiente, o tempo que levou para a variação de λ tornar-se $< 0,00005$ por pelo menos 30 anos.

As populações foram então projetadas no tempo por períodos equivalentes aos de duração de suas dinâmicas transientes.

Análise de perturbação

Por ser derivado da matriz de transição A , o λ é sensível a variações nas taxas demográficas que compõem a matriz. Para avaliar o impacto das variações destas taxas nos λ s determinísticos, aqui entendidos como uma medida de aptidão (fitness), são utilizados dois derivativos de λ : a sensibilidade e a elasticidade.

A sensibilidade nada mais é do que a primeira derivada parcial de λ em relação a a_{ij} , ou seja, $s = \partial\lambda/\partial a_{ij}$ e quantifica a variação absoluta de λ frente a uma variação absoluta em

a_{ij} (Caswell 2001, de Kroon et al. 2000).

A elasticidade pode ser calculada a partir da sensibilidade e corresponde às mudanças proporcionais em λ devidas a variações proporcionais em a_{ij} : $e = (a_{ij}/\lambda) * (\partial\lambda/\partial a_{ij}) = (a_{ij}/\lambda) * s$ (Caswell 2001, de Kroon et al. 2000).

As elasticidades, por serem proporcionais, podem ser somadas. Assim, podem ser utilizadas para caracterizar um conjunto de elementos de uma matriz de transição, como fecundidade, crescimento ou sobrevivência. Podem ainda ser comparadas, tanto entre elementos de uma mesma matriz como de matrizes diferentes, já que se encontram em uma mesma escala. Já as sensibilidades de taxas de fecundidade não devem ser comparadas com sensibilidades de transições referentes à permanência, regressão ou crescimento, pois estão em escalas diferentes (de Kroon et al. 2000). Segundo Fox & Gurevitch (2000), dadas as suas características, as sensibilidades são mais indicadas para ações de manejo, enquanto as elasticidades oferecem a oportunidade de estudos comparativos.

Uma matriz de transição terá tantos autovalores quanto for a sua ordem. Em condições de dinâmica assintótica, o autovalor dominante de **A** responde por quase que a totalidade da dinâmica populacional, pois a contribuição dos demais autovalores se torna irrisória com o tempo (Caswell 2001). Entretanto, quando a dinâmica é transiente, todos os autovalores de **A** influenciam sensivelmente a dinâmica populacional (Fox & Gurevitch 2000, Horvitz & Schemske 1995). Sendo assim, as fórmulas de sensibilidade e elasticidade apresentadas acima são adequadas apenas em condição de dinâmica assintótica (Fox & Gurevitch 2000).

As sensibilidades e elasticidades sob dinâmica transiente precisam considerar todos os autovalores e, por isso, fica mais fácil expressá-las em termos do impacto que as variações em a_{ij} causam nas diferentes classes da estrutura populacional. Assim, as sensibilidades podem ser calculadas como $s = \partial n_t / \partial a_{ij}$ e as elasticidades como $e = (a_{ij} / N_t) * (\partial n_t / \partial a_{ij}) = (a_{ij} /$

$N_t) * s$, onde N_t é uma matriz cuja diagonal principal corresponde aos valores de n_t , sendo as outras entradas iguais a zero. Maiores detalhes sobre estes cálculos podem ser encontrados em Fox & Gurevitch (2000).

Estas sensitividades e elasticidades, calculadas de acordo com Fox & Gurevitch (2000), são representadas por vetores com as mesmas dimensões de n_t . Para auxiliar nas interpretações dos resultados das sensitividades, estes vetores foram adicionalmente ponderados pelo vetor estrutura populacional inicial n_t , assumindo como início $t = 2003$, ou seja: $s = n_{2003} * (\partial n_t / \partial a_{ij})$. Obteve-se assim um valor escalar representativo das sensitividades de cada elemento da matriz de transição A .

Por fim, em face de suas características de indicar as contribuições proporcionais que as taxas demográficas fazem ao λ , assumiu-se as elasticidades como as principais indicadoras de estratégias para manejo. Além disso, as elasticidades foram utilizadas para estudos comparativos das dinâmicas populacionais.

As diretrizes de manejo sugeridas pelas elasticidades foram ponderadas pelas oportunidades de manejo (taxas demográficas altas que poderiam ser reduzidas ou taxas demográficas baixas que poderiam ser aumentadas), inferidas das taxas vitais das populações. Como resultado, identificou-se para cada população um conjunto de objetivos específicos, que constituem os alvos para manejo. Os impactos destas estratégias de manejo foram obtidos através de manipulações diretas das taxas demográficas das matrizes de transição A .

Foi dada preferência a objetivos relacionados às classes de plantas maiores. Como estas classes são menos abundantes, torna-se mais fácil manejá-las de forma efetiva. Os estudos dos impactos que os conjuntos de objetivos de manejo exercem sobre os λ s permitiram o estabelecimento de metas para cada um deles. Estas metas foram obtidas sob três diferentes cenários. Cabe enfatizar que cada conjunto de objetivos e metas específicos está subordinado ao objetivo global (reduzir o risco de extinção a menos de 5%) e à sua meta

global (aumentar o λ atual ao nível do limite superior de seu intervalo de confiança).

O cenário 1 apresenta alta efetividade na redução de retrações além de estímulo ao crescimento, concentrando-se nas plantas maiores e menos abundantes.

O cenário 2 apresenta uma queda na efetividade das reduções de retrações e no aumento das taxas de crescimento das plantas maiores e, para compensar estas perdas, exige maior contribuição das taxas de crescimento de plantas menores.

O cenário 3 apresenta uma baixa efetividade das reduções de retrações e no aumento das taxas de crescimento das plantas maiores, e exige contribuição ainda maior das taxas de crescimento de plantas menores para atingir a meta global.

Todos os cálculos foram feitos com o software MatLab 6, release 12 (The Math Works Inc., Natick, Massachusetts, EUA), enquanto os gráficos foram feitos com o software Excel (Microsoft Corporation). O algoritmo utilizado para as análises de perturbação sob dinâmica transiente foi obtido de Gordon A. Fox, de Fox & Gurevitch (2000).

RESULTADOS

As estruturas estádio estáveis (EEE) de *S. angustissima* e de *A. anthelmia* têm o formato típico de uma distribuição log-normal assimétrica pela direita, conhecida como “J invertido”. A diferença marcante entre elas é que a EEE de *A. anthelmia* apresenta um máximo na classe de infantes, enquanto que a EEE de *S. angustissima* tem seu máximo na classe de sementes. As estruturas observadas (censo de 2003) são semelhantes às suas correspondentes EEE esperadas. Mais uma vez, a grande diferença está na população de *A. anthelmia*, pois sua distribuição observada não possui seu máximo na classe de infantes, como sua EEE, mas sim na classe de plântulas; um padrão mais próximo do apresentado por

S. angustissima (figura 5.1a).

Os testes G mostram que para ambas as populações as estruturas observadas são diferentes das estruturas esperadas (EEEs): *S. angustissima* $G_{adj} = 350,773$, $\chi^2_{0,05(7)} = 14,067$, $p < 0,001$; *A. anthelmia* $G_{adj} = 67,713$, $\chi^2_{0,05(4)} = 9,488$, $p < 0,001$. Mesmo excluindo-se as classes de maior variabilidade das duas populações, sementes para *S. angustissima* e plântulas para *A. anthelmia*, os resultados se mantêm: *S. angustissima* $G_{adj} = 1193,566$, $\chi^2_{0,05(6)} = 12,592$, $p < 0,001$; *A. anthelmia* $G_{adj} = 30,798$, $\chi^2_{0,05(3)} = 7,815$, $p < 0,001$.

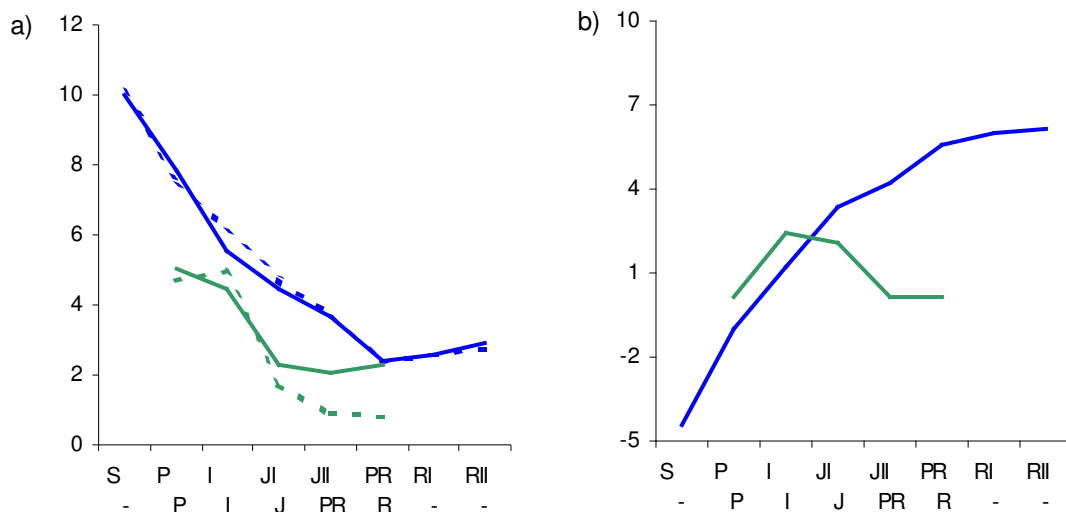


Figura 5.1. Estruturas populacionais (a). logaritmos naturais das abundâncias nas classes do ciclo de vida de *S. angustissima*: Estrutura observada em 2003 (—) e EEE (- - -). *A. anthelmia*: Estrutura observada em 2003 (—) e EEE (- - -). Valor reprodutivo em logaritmos naturais (b). *S. angustissima* (—), *A. anthelmia* (—). A primeira linha no eixo das abscissas corresponde às classes do ciclo de vida de *S. angustissima* enquanto que a segunda linha corresponde às classes do ciclo de vida de *A. anthelmia*. S = sementes, P = plântulas, I = infantes, J = juvenis, PR = pré-reprodutivos e R = reprodutivos.

Os padrões de valor reprodutivo apresentados pelas duas populações foram sensivelmente distintos. Para *S. angustissima* os valores são progressivamente maiores, tendo seu máximo para reprodutivos II. Já para *A. anthelmia*, o máximo ocorre para infantes (figura 5.1b).

As dinâmicas transientes das populações também se mostraram sensivelmente deferentes. *Schefflera angustissima* apresenta uma oscilação suave e de período longo, quase imperceptível (figura 5.2a). Ocorre um crescimento mínimo, por 2 anos, e depois uma retração suave da população a partir do 5º ano, durando aproximadamente até o 37º ano. *Andira anthelmia*, por outro lado, mostra uma oscilação mais intensa e de período mais curto. Cresce a princípio, atingindo um máximo por volta do 17º-19º anos, depois inflexiona e entra em retração, em um ritmo semelhante ao de *S. angustissima* (figura 5.2b).

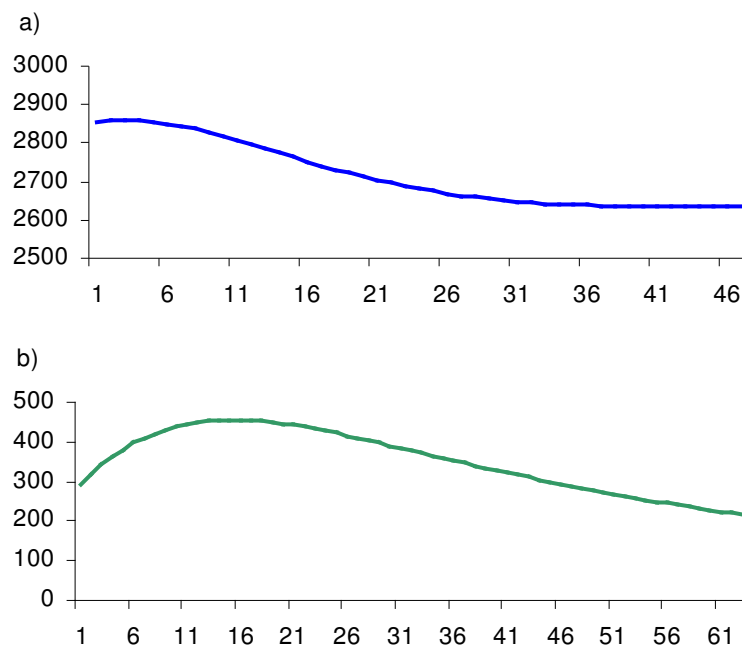


Figura 5.2. Dinâmicas transientes: (a) *S. angustissima*. (b) *A. anthelmia*. Nas abscissas estão os períodos de dinâmica transiente determinados analiticamente. Nas ordenadas o montante de indivíduos em cada uma das populações.

Para *S. angustissima*, o resultado projetado para o final do período transiente é de uma perda de 8% das plantas, enquanto que para *A. anthelmia* é de uma perda de 26% das plantas.

A figura 5.3 apresenta as tendências para as taxas de crescimento populacional para os próximos 100 anos. Para *S. angustissima* a taxa cai abaixo de 1 abruptamente, após um ano, levando a população à retração, atinge seu mínimo por volta de 12 anos e depois cresce até estabilizar-se próxima a 1,0004, daqui a aproximadamente 45-50 anos. Para *A. anthelmia* a taxa cai mais lentamente, mantendo um crescimento ainda pelos próximos 15 anos, aproximadamente, e então segue diminuindo até estabilizar-se próxima de 0,9850, aparentemente daqui a 30-40 anos.

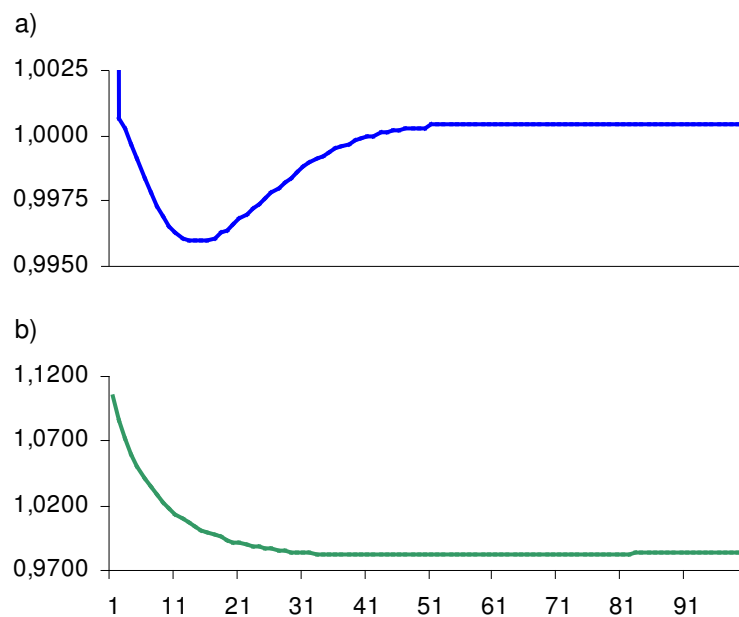


Figura 5.3. Evolução das taxas de crescimento populacional nos próximos 100 anos: (a) *S. angustissima*. A taxa em $t = 1$ foi excluída por problemas de escala. Seu valor é 1,1219. (b) *A. anthelmia*

Os períodos de dinâmica transiente, calculados analiticamente, foram de 47 anos para *S. angustissima* e 63 anos para *A. anthelmia*.

Nenhum dos λ s assintóticos é significativamente diferente de 1, valor que significa estase: *S. angustissima* 1,0004 ($0,9334 \leq \lambda \leq 1,0666$) e *A. anthelmia* 0,9832 ($0,9167 \leq \lambda \leq 1,0833$). De acordo com os intervalos de confiança, construídos ao nível de significância de 5%, existem probabilidades significativas de que ambos os λ s assintóticos tenham valores reais menores do que 1, o que indica risco de extinção. Para reduzir estes riscos faz-se necessário então intervir nas dinâmicas populacionais; e para cumprir os objetivos de que estes riscos caiam a níveis inferiores a 5%, estas intervenções precisam elevar os λ s assintóticos das populações a valores maiores ou iguais aos limites superiores de seus respectivos intervalos de confiança. Estes passam a ser metas para planos de manejo das populações.

Para atingir estas metas é necessário interferir nas taxas demográficas das populações. As decisões sobre o direcionamento dos esforços de manejo nesse sentido, para serem mais eficazes, devem levar em consideração os resultados das análises de perturbação.

A população de *S. angustissima* mostrou-se mais sensível às transições relacionadas ao crescimento. Em todas as classes de tamanho, as transições de crescimento correspondentes aos maiores avanços no ciclo de vida são as que causam maior impacto no tamanho da população. Nesse sentido, considerando-se também as transições não observadas, nota-se que o avanço rápido em direção à classe de reprodutivos II é a característica de história de vida mais importante para essa população, em sua fase de dinâmica transiente, principalmente se o crescimento ocorrer a partir de sementes (tabela 5.1).

Tabela 5.1. Impactos das sensibilidade no tamanho da população de *S. angustissima*. Em verde as transições não observadas. Em destaque os maiores impactos. S = sementes, I = infantes, P = plântulas, J = juvenis, PR = pré-reprodutivos e R = reprodutivos.

	S	P	I	JI	JII	PR	RI	RII
S	6,83E+08	5,49E+07	1,41E+07	3,25E+06	1,15E+06	2,80E+05	3,40E+05	4,78E+05
P	4,79E+09	3,93E+08	9,07E+07	1,93E+07	6,97E+06	1,87E+06	2,37E+06	3,37E+06
I	4,81E+10	3,95E+09	9,16E+08	1,94E+08	7,01E+07	1,88E+07	2,38E+07	3,39E+07
JI	4,77E+11	3,90E+10	9,23E+09	1,97E+09	7,04E+08	1,86E+08	2,35E+08	3,35E+08
JII	1,47E+12	1,19E+11	2,90E+10	6,25E+09	2,22E+09	5,75E+08	7,23E+08	1,03E+09
PR	7,22E+12	5,86E+11	1,45E+11	3,19E+10	1,13E+10	2,86E+09	3,57E+09	5,07E+09
RI	1,23E+13	9,95E+11	2,48E+11	5,50E+10	1,94E+10	4,89E+09	6,08E+09	6,82E+09
RII	1,47E+13	1,19E+12	2,97E+11	6,59E+10	2,33E+10	5,85E+09	7,26E+09	1,03E+10

Analisando mais atentamente os vetores de sensibilidade, e mais detalhadamente os vetores correspondentes às transições destacadas na tabela 5.1, observa-se que as sensibilidade mostram um padrão semelhante ao da curva “J” invertido de distribuição de frequências de indivíduos na população. Isso ocorre tanto em escala maior, que considera todas as transições possíveis no ciclo de vida, como em escala menor, que diz respeito às sensibilidade da estrutura populacional para cada transição. Desta forma, independentemente da transição a ser considerada, a classe de sementes é a que está sujeita ao maior impacto (tabela 5.2).

Tabela 5.2 Sensitividades da estrutura populacional de *S. angustissima*. Em verde as transições não observadas. Valores x 10⁻³. Em destaque as transições de maiores sensibilidades. S = sementes, I = infantes, P = plântulas, J = juvenis, PR = pré-reprodutivos e R = reprodutivos.

	S	P	I	J I	J II	PR	RI	RII
S	30,05	24,13	0,62	0,14	0,05	0,01	0,02	0,02
	2,34	1,88	0,05	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
	0,58	0,47	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	0,11	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	0,04	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
P	204,22	16,78	3,85	0,82	0,30	0,08	0,10	0,14
	73,49	5,90	1,51	0,35	0,12	0,03	0,04	0,05
	18,20	1,46	0,38	0,09	0,03	0,01	0,01	0,01
	3,58	0,29	0,07	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00
	1,13	0,09	0,02	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
	0,17	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	0,13	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	0,14	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
I	2.116,20	173,56	40,31	8,55	3,08	0,83	1,05	1,49
	154,20	12,67	2,91	0,62	0,22	0,06	0,08	0,11
	173,90	13,97	3,59	0,83	0,29	0,07	0,09	0,12
	34,40	2,78	0,71	0,16	0,06	0,01	0,02	0,02
	10,90	0,88	0,22	0,05	0,02	0,00	0,01	0,01
	1,70	0,14	0,03	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
	1,30	0,11	0,03	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
	1,40	0,12	0,03	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00
J I	20.981,00	1.715,40	406,14	86,63	30,99	8,19	10,36	14,76
	1.535,00	125,70	29,48	6,26	2,25	0,60	0,76	1,08
	356,00	29,20	6,78	1,45	0,52	0,14	0,18	0,25
	317,00	25,50	6,53	1,48	0,52	0,13	0,16	0,22
	96,00	7,70	1,97	0,44	0,15	0,04	0,05	0,07
	15,00	1,20	0,31	0,07	0,02	0,01	0,01	0,01
	13,00	1,00	0,25	0,05	0,02	0,01	0,01	0,01
	14,00	1,20	0,27	0,06	0,02	0,01	0,01	0,01
J II	64.497,00	5.251,10	1.274,50	275,22	97,62	25,32	31,83	45,31
	4.813,00	392,40	94,60	20,32	7,22	1,88	2,38	3,38
	1.066,00	87,20	20,60	4,40	1,57	0,42	0,53	0,75
	343,00	27,90	6,80	1,50	0,53	0,14	0,17	0,24
	252,00	20,30	5,20	1,18	0,42	0,10	0,13	0,18
	42,00	3,40	0,90	0,19	0,07	0,02	0,02	0,03
	37,00	3,00	0,70	0,16	0,06	0,02	0,02	0,03
	44,00	3,60	0,90	0,19	0,07	0,02	0,02	0,03

Tabela 5.2 - continuação - Sensitividades da estrutura populacional de *S. angustissima*. Em verde as transições não observadas. Valores x 10⁻³. Em destaque as transições de maiores sensibilidades. S = sementes, I = infantes, P = plântulas, J = juvenis, PR = pré-reprodutivos e R = reprodutivos.

	S	P	I	J I	J II	PR	RI	RII
	317.940,00	25.779,00	6.396,10	1.404,10	495,40	125,91	157,08	223,13
	24.140,00	1.959,00	484,20	105,70	37,30	9,53	11,92	16,95
	5.480,00	446,00	108,70	23,40	8,29	2,15	2,70	3,85
PR	910,00	74,00	17,50	3,70	1,34	0,35	0,45	0,64
	310,00	26,00	6,00	1,30	0,47	0,12	0,15	0,22
	190,00	15,00	3,80	0,90	0,31	0,08	0,09	0,13
	180,00	14,00	3,60	0,80	0,28	0,07	0,09	0,12
	220,00	18,00	4,40	1,00	0,34	0,09	0,11	0,15
	540.830,00	43.784,00	10.932,00	2.420,10	853,69	215,28	267,48	379,38
	41.260,00	3.343,00	832,00	183,40	64,67	16,38	20,39	28,95
	9.510,00	773,00	190,00	41,40	14,61	3,75	4,70	6,68
RI	1.540,00	126,00	30,00	6,40	2,29	0,60	0,76	1,08
	470,00	39,00	9,00	1,90	0,69	0,18	0,23	0,33
	170,00	13,00	3,00	0,70	0,26	0,07	0,08	0,12
	300,00	24,00	6,00	1,30	0,48	0,12	0,15	0,21
	370,00	30,00	8,00	1,70	0,59	0,15	0,18	0,26
	645.330,00	52.213,00	13.065,00	2.901,80	1.023,70	257,40	319,30	452,61
	49.320,00	3.993,00	997,00	220,40	77,70	19,61	24,38	34,60
	11.440,00	928,00	229,00	50,10	17,70	4,51	5,65	8,03
RII	1.870,00	153,00	37,00	7,80	2,80	0,73	0,92	1,31
	560,00	46,00	11,00	2,30	0,80	0,22	0,28	0,40
	170,00	14,00	3,00	0,70	0,30	0,07	0,08	0,12
	270,00	22,00	5,00	1,20	0,40	0,11	0,13	0,19
	490,00	40,00	10,00	2,20	0,80	0,20	0,24	0,34

Em relação às elasticidades, a permanência nas classes reprodutivas e particularmente na classe de reprodutivos II, a de maior fecundidade, é a característica mais importante para *S. angustissima* (tabela 5.3).

Tabela 5.3. Elasticidades da estrutura populacional de *S. angustissima*. Em verde as transições não observadas. Em destaque as transições de maiores elasticidades. S = sementes, I = infantes, P = plântulas, J = juvenis, PR = pré-reprodutivos e R = reprodutivos.

	S	P	I	JI	JII	PR	RI	RII
S	0	0	0	0	0	0	0,0075	0,0195
	0	0	0	0	0	0	0,0073	0,0190
	0	0	0	0	0	0	0,0068	0,0178
	0	0	0	0	0	0	0,0056	0,0149
	0	0	0	0	0	0	0,0050	0,0133
	0	0	0	0	0	0	0,0031	0,0083
	0	0	0	0	0	0	0,0020	0,0052
	0	0	0	0	0	0	0,0015	0,0039
P	0,0059	0,0089	0	0	0	0	0	0
	0,0265	0,0394	0,0001	0	0	0	0	0
	0,0249	0,0370	0,0001	0	0	0	0	0
	0,0208	0,0310	0,0001	0	0	0	0	0
	0,0186	0,0278	0,0001	0	0	0	0	0
	0,0117	0,0176	0	0	0	0	0	0
	0,0074	0,0112	0	0	0	0	0	0
	0,0056	0,0086	0	0	0	0	0	0
I	0	0,0067	0,0299	0,0002	0	0	0	0
	0	0,0062	0,0271	0,0002	0	0	0	0
	0	0,0257	0,1266	0,0010	0	0	0	0
	0	0,0217	0,1055	0,0008	0	0	0	0
	0	0,0195	0,0943	0,0007	0	0	0	0
	0	0,0126	0,0593	0,0004	0	0	0	0
	0	0,0083	0,0377	0,0003	0	0	0	0
	0	0,0065	0,0287	0,0002	0	0	0	0
JI	0	0	0,0069	0,0681	0,0032	0,0001	0	0
	0	0	0,0063	0,0617	0,0029	0,0001	0	0
	0	0	0,0055	0,0540	0,0026	0,0001	0	0
	0	0	0,0222	0,2343	0,0108	0,0003	0	0
	0	0	0,0190	0,1971	0,0091	0,0002	0	0
	0	0	0,0125	0,1269	0,0059	0,0001	0	0
	0	0	0,0084	0,0836	0,0039	0,0001	0	0
	0	0	0,0066	0,0658	0,0031	0,0001	0	0
JII	0	0	0,0009	0,0122	0,0728	0,0017	0	0
	0	0	0,0008	0,0113	0,0675	0,0015	0	0
	0	0	0,0007	0,0093	0,0557	0,0013	0	0
	0	0	0,0009	0,0134	0,0798	0,0018	0	0
	0	0	0,0020	0,0298	0,1765	0,0038	0	0
	0	0	0,0014	0,0203	0,1204	0,0026	0	0
	0	0	0,0010	0,0144	0,0855	0,0019	0	0
	0	0	0,0008	0,0119	0,0709	0,0016	0	0

Tabela 5.3 - continuação - Elasticidades da estrutura populacional de *S. angustissima*. Em verde as transições não observadas. Em destaque as transições de maiores elasticidades. S = sementes, I = infantes, P = plântulas, J = juvenis, PR = pré-reprodutivos e R = reprodutivos.

	S	P	I	JI	JII	PR	RI	RII
PR	0	0	0	0	0,0139	0,0820	0,0135	0,0031
	0	0	0	0	0,0131	0,0777	0,0128	0,0029
	0	0	0	0	0,0111	0,0665	0,0110	0,0025
	0	0	0	0	0,0076	0,0465	0,0077	0,0018
	0	0	0	0	0,0075	0,0456	0,0076	0,0017
	0	0	0	0	0,0208	0,1192	0,0193	0,0044
	0	0	0	0	0,0157	0,0919	0,0150	0,0034
	0	0	0	0	0,0136	0,0804	0,0132	0,0030
RI	0	0	0	0	0	0,0313	0,1643	0,0434
	0	0	0	0	0	0,0298	0,1570	0,0415
	0	0	0	0	0	0,0259	0,1370	0,0363
	0	0	0	0	0	0,0176	0,0941	0,0249
	0	0	0	0	0	0,0153	0,0817	0,0217
	0	0	0	0	0	0,0229	0,1208	0,0319
	0	0	0	0	0	0,0347	0,1814	0,0478
	0	0	0	0	0	0,0308	0,1616	0,0427
RII	0	0	0	0	0	0	0,0584	0,3459
	0	0	0	0	0	0	0,0559	0,3314
	0	0	0	0	0	0	0,0491	0,2916
	0	0	0	0	0	0	0,0339	0,2021
	0	0	0	0	0	0	0,0291	0,1731
	0	0	0	0	0	0	0,0371	0,2203
	0	0	0	0	0	0	0,0489	0,2902
	0	0	0	0	0	0	0,0634	0,3753

A população de *A. anthelmia*, como um todo, também é mais sensível às transições de crescimento. Contudo, possui uma etapa de seu ciclo de vida, a de infantes, que se destaca por ser extremamente sensível a quaisquer transições, seja crescimento ou retração (tabela 5.4). Para *A. anthelmia*, o avanço rápido em direção à classe de reprodutivos também é uma característica de história de vida importante nesta fase de dinâmica transiente, mas o benefício é maior ainda se esse crescimento ocorrer na classe de infantes.

Tabela 5.4. Impactos das sensatividades no tamanho da população de *A. anthelmia*. Em verde as transições não observadas. Em destaque os maiores impactos. P = plântulas, I = infantes, J = juvenis, PR = pré-reprodutivos e R = reprodutivos.

	P	I	J	PR	R
P	3,93E+05	4,86E+05	1,91E+04	8,97E+03	8,58E+03
I	2,32E+05	2,74E+05	1,10E+04	5,33E+03	5,23E+03
J	5,38E+06	5,69E+06	2,43E+05	1,24E+05	1,28E+05
PR	9,04E+06	9,96E+06	4,14E+05	2,07E+05	2,10E+05
R	1,82E+07	2,08E+07	8,46E+05	4,14E+05	4,12E+05

As sensatividades da população de *A. anthelmia* também se comportam de acordo com a distribuição de freqüências de plantas de sua estrutura populacional, tanto em escala maior, correspondente ao conjunto de transições de seu ciclo de vida, como em escala menor, correspondente às sensatividades da estrutura populacional a cada uma destas transições. Ocorre apenas uma inversão na importância das classe de plântulas e infantes, quando considerada a transição de infantes para juvenis (tabela 5.5).

Tabela 5.5. Sensitividades da estrutura populacional de *A. anthelmia*. Em verde as transições não observadas. Em destaque as transições de maiores sensibilidades. P = plântulas, I = infantes, J = juvenis, PR = pré-reprodutivos e R = reprodutivos.

	P	I	J	PR	R
P	1.530	1.917	75	35	33
	1.850	2.244	88	42	40
	43	48	2	1	1
	16	17	1	0	0
	12	12	1	0	0
I	534	563	24	12	13
	1.716	2.143	84	39	37
	44	51	2	1	1
	17	19	1	0	0
	13	14	1	0	0
J	22.527	24.421	1.023	515	527
	22.401	22.595	997	521	551
	1.893	2.296	91	43	42
	749	889	36	17	17
	600	693	28	14	14
PR	37.106	41.877	1.714	845	849
	38.995	41.300	1.759	896	927
	1.928	2.202	90	44	44
	1.175	1.418	57	27	26
	952	1.130	45	22	21
R	73.211	85.792	3.448	1.667	1.643
	80.961	89.802	3.709	1.845	1.868
	2.714	2.956	124	62	64
	1.421	1.618	66	33	33
	1.814	2.205	88	42	40

Os padrões de elasticidades para *A. anthelmia* também indicam a permanência na classe reprodutiva como a característica mais importante de sua dinâmica populacional (tabela 5.6).

Tabela 5.6. Elasticidades da estrutura populacional de *A. anthelmia*. Em verde as transições não observadas. Em destaque as transições de maiores elasticidades. P = plântulas, I = infantes, J = juvenis, PR = pré-reprodutivos e R = reprodutivos.

	P	I	J	PR	R
P	0,2500	0,0022	0	0	0,0219
	0,2186	0,0019	0	0	0,0192
	0,1350	0,0011	0	0	0,0125
	0,1116	0,0008	0	0	0,0107
	0,0916	0,0007	0	0	0,0090
I	0,0097	0,0930	0	0	0
	0,0225	0,2560	0	0	0
	0,0151	0,1600	0	0	0
	0,0131	0,1333	0	0	0
	0,0113	0,1104	0	0	0
J	0	0,0082	0,1597	0,0156	0
	0	0,0055	0,1126	0,0114	0
	0	0,0148	0,2725	0,0251	0
	0	0,0130	0,2401	0,0224	0
	0	0,0114	0,2127	0,0201	0
PR	0	0	0,0269	0,1045	0,0186
	0	0	0,0199	0,0802	0,0147
	0	0	0,0270	0,1045	0,0185
	0	0	0,0383	0,1440	0,0247
	0	0	0,0344	0,1306	0,0226
R	0	0	0	0,0333	0,2565
	0	0	0	0,0266	0,2109
	0	0	0	0,0238	0,1900
	0	0	0	0,0281	0,2200
	0	0	0	0,0404	0,3048

Para *S. angustissima*, as sobrevivências a partir de juvenis I são bastante altas, enquanto que as taxas de crescimento, principalmente de plântulas a juvenis II são baixas. Destacam-se ainda as altas taxas de retração a partir de juvenis II (tabela 5.7).

Tabela 5.7. Taxas vitais de *S. angustissima*. Neste caso a taxa de sobrevivência inclui crescimento e retração.

	sem.	plânt.	inf.	juv. I	juv. II	pré-rep.	rep. I	rep. II
Sobrevivência	0,0322	0,6387	0,8543	0,9568	0,9805	0,9739	0,9867	0,9975
Crescimento	1,0000	0,0678	0,0230	0,0517	0,0320	0,1668	0,2072	0
Retração	0	0	0,0067	0,0318	0,1178	0,0862	0,0971	0,1449

Ao longo de todo o ciclo de vida, as plantas de *A. anthelmia* têm altas taxas de sobrevivência. Entretanto, as taxas de crescimento são baixas, à exceção de plântulas. Isso ocorre mesmo no caso de pré-reprodutivos, que apesar de terem uma taxa de crescimento relativamente alta, possuem uma taxa de retração ainda maior (tabela 5.8).

Tabela 5.8. Taxas vitais de *A. anthelmia*. Neste caso a taxa de sobrevivência inclui crescimento e retração.

	plânt.	inf.	juv.	pré-rep.	rep.
Sobrevivência	1,0000	0,9183	0,9467	0,9578	0,9804
Crescimento	0,1000	0,0019	0,0912	0,1148	0
Retração	0	0,0069	0	0,1740	0,1228

Para a população de *S. angustissima*, o esforço de manejo tende a ser relativamente alto, já que até mesmo as plantas infantis precisariam ser manejadas.

Tabela 5.9. Cenários com diferentes combinações de metas necessárias para que se reduza a menos de 5% o risco de extinção de *S. angustissima*. As variações estão expressas em pontos percentuais, e entre parênteses estão seus equivalentes percentuais relativos às taxas observadas na matriz média. I = infantes, J = juvenis, PR = pré-reprodutivos e R = reprodutivos.

	CENÁRIO 1	CENÁRIO 2	CENÁRIO 3
<u>RETRAÇÃO</u>			
RII → RI	- 12,77 (100)	- 11,49 (90)	- 7,66 (60)
RII → PR	- 1,54 (100)	- 1,54 (100)	- 1,54 (100)
RI → PR	- 9,58 (100)	- 8,63 (90)	- 5,75 (60)
PR → JII	- 7,29 (100)	- 5,83 (80)	- 3,64 (50)
PR → JI	- 1,11 (100)	- 1,11 (100)	- 1,11 (100)
JII → JI	- 11,49 (100)	- 8,62 (75)	- 5,17 (45)
<u>CRESCIMENTO</u>			
PR → RI	+ 2,00 (12)	+ 1,60 (10)	+ 1,00 (6)
JII → PR	+ 13,00 (414)	+ 9,75 (311)	+ 5,85 (186)
JI → JII	+ 11,00 (222)	+ 7,70 (155)	+ 4,40 (89)
I → JI	+ 1,00 (53)	+ 2,35 (124)	+ 7,75 (410)

Para a população de *A. anthelmia* o esforço também é considerável, mas o número de objetivos é menor. Chama a atenção a magnitude da variação percentual requerida para a taxa de crescimento de infantes desta população, mesmo que, em pontos percentuais, essa variação seja pequena.

Tabela 5.10. Cenários com diferentes combinações de metas necessárias para que se reduza a menos de 5% o risco de extinção de *A. anthelmia*. As variações estão expressas em pontos percentuais, e entre parênteses estão os seus equivalentes percentuais relativos às taxas observadas na matriz média. I = infantes, J = juvenis, PR = pré-reprodutivos e R = reprodutivos.

	CENÁRIO 1	CENÁRIO 2	CENÁRIO 3
<u>RETRAÇÃO</u>			
R → PR	- 12,04 (100)	- 10,84 (90)	- 7,22 (60)
PR → J	- 16,67 (100)	- 13,33 (80)	- 8,33 (50)
I → P	- 0,63 (100)	- 0,30 (100)	- 0,63 (100)
<u>CRESCIMENTO</u>			
PR → R	+ 5,00 (45)	+ 4,00 (36)	+ 2,50 (23)
J → PR	+ 6,00 (69)	+ 4,50 (52)	+ 2,70 (31)
I → J	+ 3,50 (1782)	+ 4,46 (2299)	+ 8,00 (4201)

DISCUSSÃO

As estruturas estádio-estáveis (EEEs) das populações são muito semelhantes às estruturas observadas, mesmo antes de estas terem sido classificadas em classes de tamanho nos ciclos de vida (rever no capítulo 1). Apesar da variação que *A. anthelmia* apresenta, referente à moda de sua distribuição de frequência na segunda classe e não na primeira, como acontece com *S. angustissima*, ambas as EEEs se encaixam no padrão J invertido, considerado por Wright et al. (2003) como típico de espécies tolerantes à sombra. O padrão observado para *S. angustissima* aparentemente é o mais comum para espécies arbóreas tropicais, e sugere a formação de um banco de plântulas como uma estratégia de crescimento populacional. Alvarez-Buylla (1994), estudando *Cecropia obtusifolia*, no México, encontrou padrão semelhante para sua EEE, apesar de esta ser uma espécie pouco tolerante à sombra. Enright & Watson (1991), estudando *Araucaria cunninghamii* em Papua Nova Guiné e Piñero et al.

(1984), estudando a palmeira mexicana de submata *Astrocaryum mexicanum*, também observaram este padrão.

Já as curvas de valor reprodutivo são consideravelmente diferentes. No caso de *S. angustissima*, a curva indica que as classes reprodutivas são as que mais contribuem para a taxa de crescimento populacional. Já no caso de *A. anthelmia*, a curva indica que são os infantes que mais contribuem para a taxa de crescimento de sua população. O padrão tipicamente esperado para populações de plantas é semelhante ao apresentado por *S. angustissima*.

A EEE observada para *A. anthelmia*, associada à sua curva de valor reprodutivo, constituem forte evidência de que sua população tende a formar banco de infantes.

As populações de *A. cunninghamii* e de *A. mexicanum* mostraram curvas de valor reprodutivos muito parecidas à de *S. angustissima*, com a diferença que suas curvas possuem moda na primeira das cinco classes reprodutivas para *A. cunninghamii*, e na quinta das dez classes reprodutivas para *A. mexicanum*. Alvarez-Buylla (1994) não divulgou dados sobre os valores reprodutivos de *C. obtusifolia*. Essa pequena queda nos valores reprodutivos nas últimas classes do ciclo de vida é atribuída por Caswell (2001) à queda na fecundidade e ao aumento de mortalidade, o que corresponde a indícios de senescência. Os padrões de sobrevivência e fecundidade de *A. cunninghamii* e de *A. mexicanum* sustentam esta hipótese; mas variações são possíveis, como pode ser observado pela variabilidade nas taxas de sobrevivência e fecundidade de *A. mexicanum*. Considerando-se a hipótese proposta por Caswell (2001), é possível então supor que a população de *S. angustissima* é uma população jovem, pois não apresenta sinais de senescência.

Já o padrão de valor reprodutivo observado para *A. anthelmia* lembra o de populações estruturadas por idade (Caswell 2001). A queda nos valores reprodutivos a partir de infantes não é evidência de senescência, no sentido descrito por Caswell (2001), já que a

sobrevivência das classes subseqüentes é progressivamente maior e a fecundidade é máxima na última classe de seu ciclo de vida. A hipótese mais plausível para explicar este comportamento é o impacto das taxas de retração.

Aparentemente, a estratégia de formar banco de infantes tornou-se vantajosa para *A. anthelmia*, basicamente porque as classes subseqüentes de seu ciclo de vida tiveram um desempenho demográfico comparativamente pior nestes cinco anos. Caso esta hipótese esteja correta, o que se verifica então é um caso de “storage effect” (efeito de armazenamento). Segundo Higgins et al. (2000), “storage effect” corresponde a um armazenamento de potencial reprodutivo. Este potencial reprodutivo consiste em um acúmulo de indivíduos em determinada etapa do ciclo de vida, e que só avançarão em direção às etapas subseqüentes quando as condições ambientais estiverem favoráveis. Desta forma, a população reserva seus recursos para investi-los nos anos mais favoráveis, uma estratégia de otimização que deve resultar em um aumento na taxa de crescimento populacional. Portanto, é possível supor que, caso as condições ambientais se tornem favoráveis a *A. anthelmia*, o que parece não ter ocorrido nestes últimos cinco anos, sua população tem potencial para responder através do avanço no ciclo de vida de um grande número de infantes, uma alternativa de impacto maior e mais rápido do que se a resposta se limitasse à produção de sementes. Tal armazenamento de potencial reprodutivo, no caso de *S. angustissima*, se dá na classe de plântulas.

O fato de as estruturas populacionais observadas de *S. angustissima* e de *A. anthelmia* serem significativamente diferentes de suas respectivas EEEs indica que ambas as populações se encontram sob dinâmica transiente. As durações estimadas para estes períodos de dinâmica transiente (47 anos para *S. angustissima* e 63 anos para *A. anthelmia*), quando olhadas de forma comparativa, refletem bem as distâncias em que as estruturas populacionais parecem estar em relação às suas EEEs, como pode ser visto na figura 5.1a.

Os λ s de *S. angustissima*, 1,0004, e de *A. anthelmia*, 0,9832, estão dentro do esperado

para espécies lenhosas perenes que, segundo Enright & Watson (1991), costumam apresentar λ s próximos de 1. De fato: para *A. cunninghamii*, $\lambda = 1,009$, para *A. mexicanum*, $\lambda = 1,0046$, e para *C. obtusifolia*, $\lambda = 1,0137$. Todos próximos de $\lambda = 1$ e nenhum deles significativamente diferente de $\lambda = 1$, assim como ocorre para *S. angustissima* e *A. anthelmia*. Esta característica provavelmente deve-se ao fato de que este tipo de planta predomina em ambientes de relativo estresse ambiental, geralmente decorrente da baixa disponibilidade de recursos no meio ambiente, como nutrientes ou luz, ou resultante da alta competição pelos mesmos. Nestas condições, um investimento proporcionalmente maior em sobrevivência parece ser mais vantajoso do que os investimentos em crescimento e fecundidade, e isso resultaria em λ s próximos de 1 (de Kroon et al. 2000), valor que em teoria corresponde à ausência de crescimento ou retração da população (Caswell 2001). Esta visão também é compartilhada por Enright & Watson (1991).

Como os valores de λ obtidos não são estatisticamente diferentes de 1, o crescimento e a retração que sugerem não podem ser necessariamente creditados a um processo ecológico efetivo. Entretanto, quando entendidos como indicadores de aptidão (fitness), apontam a população de *S. angustissima* como a mais bem adaptada às condições ambientais atuais. Porém, como os λ s não são estatisticamente diferentes entre si, a validade desta interpretação é discutível.

A análise das curvas de projeção das populações também sugere uma melhor aptidão para *S. angustissima*, na medida em que a menor variabilidade projetada para sua população, quando comparada à população de *A. anthelmia*, indica uma maior estabilidade em relação às condições ambientais atuais. Mais ainda, a população de *S. angustissima* mostrou uma projeção de perdas consideravelmente menor do que a população de *A. anthelmia* ao término do período de dinâmica transiente.

As variabilidades dos λ s calculados trazem incertezas sobre as possibilidades de as

populações ingressarem em fase de dinâmica assintótica e, caso isso aconteça, se assumirão taxas de crescimento ou de retração. Uma taxa de retração assintótica implicaria em extinção. Assim, como o risco de extinção não pode ser eliminado, é aconselhável que se proponham diretrizes e estratégias de manejo com o intuito de aumentar o tamanho destas populações e, conseqüentemente, reduzir riscos de extinção.

Na análise de perturbação, as sensitividades indicam que as três melhores opções de manejo para incentivar o crescimento da população de *S. angustissima*, são: investir no crescimento de infantes para juvenis II, no crescimento de juvenis II para pré-reprodutivos e na sobrevivência de reprodutivos II, nesta ordem. Todas estas estratégias têm como principal resultado um crescimento acentuado do banco de sementes. Já as elasticidades enfatizam a importância que a sobrevivência (sem alteração de classe), particularmente de reprodutivos e juvenis I, possui na determinação do λ .

Independentemente de qual desses indicadores será considerado, é necessário que se encontrem objetivos de manejo que sejam realistas e viáveis, e estes nem sempre correspondem aos objetivos de maiores elasticidades. Neste sentido, investir na sobrevivência de reprodutivos II, a taxa que apresenta os maiores valores de elasticidades, é pouco viável. Não se conhecem os fatores responsáveis pelas mortes nesta classe, mesmo porque nenhum evento deste foi observado. A taxa de mortalidade deste grupo foi estipulada artificialmente. De qualquer forma, não haveria espaço para grandes ganhos, já que a sobrevivência nesta classe certamente é muito alta. O custo do manejo neste caso seria maior do que o benefício a ele associado. Da mesma forma, investir na sobrevivência de reprodutivos I, a segunda taxa de maiores elasticidades, também tende a ser inviável. A sobrevivência das plantas desta classe também já é bastante alta. A margem para ganhos é muito pequena, mesmo porque também são desconhecidas as causas de mortes para esta classe, o que torna ainda mais difícil intervir com eficiência em sua sobrevivência.

Considerando-se apenas estratégias de manejo direcionadas a taxas que possuem margens consideráveis de alteração, a opção de maior elasticidade passa a ser o investimento na sobrevivência de infantes. Outras oportunidades interessantes para o manejo de *S. angustissima* são os investimentos no crescimento de reprodutivos I e na redução da taxa de retração de reprodutivos II.

As elasticidades calculadas para *A. anthelmia* também indicam que o manejo deve ser focado em sobrevivência. Apesar de *A. anthelmia* possuir altas taxas de sobrevivência em todas as etapas de seu ciclo de vida, aparentemente há espaço para pequenos ganhos, principalmente nas classes de infantes e juvenis. Mesmo ganhos menores do que 5 pontos percentuais já causariam impactos sensíveis na taxa de crescimento dessa população. Outras opções seriam investir nos crescimentos de juvenis e de pré-reprodutivos.

Os conjuntos de objetivos de manejo adotados para cada população resultaram da ponderação das diretrizes de manejo, obtidas das elasticidades, pelas oportunidades de manejo, inferidas dos padrões atuais de suas taxas vitais, e também pelo esforço de campo necessário para cumprir tais objetivos. A quantidade de objetivos resultou não só da necessidade de somar impactos nos λ s para atingir as metas globais, mas também da correlação que existe entre muitas das taxas demográficas. Como muitas vezes as estratégias de manejo interferem em mais de uma taxa demográfica, acabam surgindo objetivos indiretos nos planos de manejo.

Os esforços para a redução de taxas de retração, mesmo se dirigidos preferencialmente às retrações equivalentes a uma única classe de tamanho, certamente impactarão as taxas de retração equivalentes a mais de uma classe, na medida em que as causas destas retrações e as estratégias para combatê-las forem as mesmas. Outra possível correlação neste sentido existiria entre a sobrevivência e o crescimento de plantas menores, como infantes e juvenis. Eventualmente, plantas que cresciam em ritmo suficiente para mudar de classe até o final do

período morrem vítimas de galhos e troncos de árvores que caem sobre elas. Assim, a redução dos impactos destes fatores de mortalidade tende a resultar em um aumento adicional da taxa de crescimento destas plantas, além do aumento esperado na taxa de sobrevivência.

A delimitação das metas buscou inicialmente eliminar as taxas de retração das plantas reprodutivas, o que resulta em aumento de suas taxas de sobrevivência (estase no caso), as quais mostraram as maiores elasticidades. Além do mais, as causas destas retrações eram relativamente conhecidas. Na seqüência, o foco foi direcionado para um aumento nas taxas de crescimento de reprodutivos I de *S. angustissima* e pré-reprodutivos de *A. anthelmia*, pois o fator que dificulta o crescimento destas plantas é, supostamente, o mesmo que causa suas retrações e, portanto, já haviam sido diagnosticados em campo. Por fim, consideraram-se outros dois cenários onde os resultados do manejo das taxas de retração e crescimento das plantas maiores foram inferiores aos esperados e que, para garantir o cumprimento dos objetivos e metas globais, tiveram de ser contrabalançados por ganhos nas taxas de crescimento de plantas menores.

Os três cenários para cada população são considerados realistas, mas os cenários intermediários parecem ser os mais parcimoniosos.

As diretrizes de manejo apontadas pelas elasticidades, contudo, não foram suficientes para garantir o cumprimento das metas globais, como seria esperado. Para ambas as populações foi necessário manejar também taxas de crescimento de baixas elasticidades, porém de altas sensitividades, para que tais metas fossem atingidas. Destacaram-se, nestas circunstâncias e para as duas populações, as taxas de crescimento de infantes.

As estratégias para atingir as metas específicas são basicamente as mesmas para ambas as populações, na medida em que as causas de morte, regressão de classe e supressão de crescimento diagnosticadas são também as mesmas: ataque de lianas e queda de galhos e árvores mortas. Estes fatores causam injúrias mecânicas nas plantas. Quando não resultam em

morte, podem quebrar parte do seu caule e matar sua gema apical. Os esforços para rebrotar e reconstituir a biomassa perdida muitas vezes inviabilizam um crescimento real. Mais ainda, dependendo do ponto de rebrota, a planta sofrerá inclusive retração de classe. Sendo assim, o combate às causas destas injúrias mecânicas tende a resultar em ganhos nas taxas de sobrevivência e de crescimento, além de queda nas taxas de retração.

Quanto mais alta a planta, menos sujeita ela é a danos causados por queda de árvores e galhos mortos. O ataque de lianas, por sua vez, é mais comum a partir das classes juvenis, não tendo sido observado em plântulas.

Lianas lenhosas de grande porte dominam trechos do dossel local, e não raramente conseguem atingir a copa de algumas árvores emergentes. É comum que estas lianas estrangulem os galhos mais altos de algumas árvores, e também o caule de juvenis, muitas vezes causando a sua quebra. Isso pôde ser verificado em campo, pois foi possível acompanhar alguns casos deste processo ao longo do período de amostragem. A remoção destas lianas eliminaria, ao mesmo tempo, o principal fator responsável pelas regressões de classe e pelo retardamento do crescimento das árvores, e uma causa diagnosticada de morte de juvenis.

Desta forma, o controle de lianas por meio de poda, e a remoção prévia de galhos e árvores mortas dos arredores de juvenis, infantes e plântulas constituiriam, provavelmente, as estratégias mais efetivas para o manejo das populações de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*. Entretanto, como a remoção prévia de galhos e árvores mortas dos arredores de juvenis, infantes e plântulas demandaria um esforço de campo extremamente grande, e provavelmente inviável, os esforços de manejo deveriam ser focados no controle de lianas, especialmente em relação às plantas maiores, as quais são menos numerosas e mais fáceis de serem encontradas.

Particularmente no caso de *A. anthelmia*, notou-se que os infantes, eventual e sazonalmente, têm as ráquis de uma ou mais folhas atacadas por insetos formadores de galhas.

Embora estes ataques não costumem levar à morte da planta, provavelmente retardam o seu crescimento, pois muitas vezes causam a morte das folhas, que são poucas nesta etapa do ciclo de vida. Em geral, os infantes de *A. anthelmia* (definidos entre 0,51-2m de altura) com até 1m de altura apresentam de três a cinco folhas, não sendo muito raro encontrar plantas com apenas duas folhas, e mesmo os infantes maiores dificilmente apresentam mais do que dez folhas. Infelizmente, não foi possível quantificar o impacto desta infestação, nem tão pouco avaliar se a mesma se estende pelas outras etapas do ciclo de vida. Em relação às plântulas não foi observado nenhum ataque. Quanto às plantas maiores, em princípio supõe-se que caso sofram essa infestação o impacto seja menor, pois, por possuírem muitas folhas, tendem a ter uma proporção menor delas infestada. É possível que esta seja uma causa importante para a baixa taxa observada de transição de infantes para juvenis. No entanto, não se conhece uma maneira de reduzir os impactos causados por estes insetos, o que torna o controle desse fator uma estratégia de manejo pouco indicada.

As diretrizes para manejo aqui apresentadas foram obtidas de modelos matriciais determinísticos e, portanto, foram baseadas nas condições ambientais vigentes durante o período de amostragem. Uma característica destes modelos é que não consideram impactos da variabilidade ambiental futura. Assim, as diretrizes de manejo neles baseadas precisam ser reavaliadas periodicamente, para que essa variabilidade ambiental futura torne-se pretérita e se expresse na base de dados, através dos impactos que causa nas taxas demográficas. Em ambientes como o da reserva de Morro Grande, pouco sujeitos a distúrbios ambientais de grande magnitude, e em se tratando de espécies de ciclo de vida longo, reavaliar a cada 10 anos parece ser suficiente, já que haveria tempo tanto para as populações responderem aos impactos da variabilidade ambiental como para se observar o efeito das estratégias de manejo adotadas. Independentemente das dificuldades em distinguir as influências de cada um destes fatores, o fato de ambos estarem incorporados às dinâmicas populacionais garantirá que as

diretrizes de manejo, após serem reavaliadas, mantenham-se eficazes.

CONCLUSÕES

As populações tanto de *S. angustissima* e como de *A. anthelmia* encontram-se atualmente sob dinâmica transiente, sendo que a dinâmica de *A. anthelmia* parece oscilar com maiores frequência e amplitude. As durações dessas fases de dinâmica transiente foram estimadas em 47 anos para *S. angustissima* e 63 anos para *A. anthelmia*.

Os λ s de *S. angustissima* (1,0004) e de *A. anthelmia* (0,9832) são muito próximos de 1, e não são estatisticamente diferentes dele. Sendo assim, o crescimento e a retração que sugerem não podem ser necessariamente creditados a um processo ecológico efetivo.

Schefflera angustissima mostrou-se mais adaptada às condições ambientais atuais, e sua população é aparentemente jovem, já que não possui adultos senescentes. As plantas de *A. anthelmia*, por outro lado, parecem estar tendo dificuldades para avançar pelo seu ciclo de vida, o que parece ser a causa de sua menor aptidão.

Ambas as populações encontram-se sob risco de extinção. Para reduzir estes riscos a níveis inferiores a 5 %, a população de *S. angustissima* precisa ter seu λ aumentado em 6,62 pontos percentuais; e o λ de *A. anthelmia* precisa ser aumentado em 10,01 pontos percentuais. As diretrizes de manejo apontadas pelas elasticidades não foram suficientes para garantir o cumprimento destas metas, como seria esperado. Para ambas as populações foi necessário manejar também taxas de crescimento de baixas elasticidades, porém de altas sensibilidades, para que tais metas fossem atingidas. Destacaram-se, nestas circunstâncias e para as duas populações, as taxas de crescimento de infantes.

Para atingir tais metas globais é necessário interferir em taxas de crescimento e em taxas de retração de ambas as populações, e as estratégias aparentemente mais eficientes para

manipular estas taxas, em ambos os casos, seriam a remoção prévia de galhos e árvores mortas, antes que caíam sobre as plantas menores e o controle dos ataques de lianas, particularmente as lenhosas. Entretanto, como a primeira opção é provavelmente inviável, os esforços de manejo deveriam ser focados no controle de lianas, especialmente em relação às plantas maiores, as quais são menos numerosas e mais fáceis de encontrar.

CAPÍTULO 6

A importância de fatores estocásticos para as dinâmicas
populacionais de *S. angustissima* e *A. anthelmia*

RESUMO

As taxas demográficas estão sob influência de fatores estocásticos. Parte da variabilidade causada por eles é conhecida como estocasticidade demográfica e está relacionada a diferenças intrínsecas aos indivíduos. A outra parcela dessa variabilidade está associada a fatores ambientais e é conhecida como estocasticidade ambiental. Como essas diferentes fontes de variabilidade podem influenciar as dinâmicas populacionais de formas distintas, torna-se importante distinguí-las, pois as estratégias para controlar seus impactos, se necessário, podem ser diferentes. Os objetivos deste capítulo são (1) avaliar as importâncias relativas das estocasticidades ambiental e demográfica para as dinâmicas de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*, (2) construir modelos matriciais estocásticos para estas populações, (3) determinar eventuais riscos de extinção, com base em projeções destes modelos estocásticos e (4) em caso de haver risco de extinção, propor diretrizes para o manejo no sentido de reduzir tal risco a níveis inferiores a 5%.

As importâncias relativas dos dois tipos de estocasticidade foram avaliadas por testes de diferenças entre os λ_s e também por teste *G*. As análises de risco de extinção foram baseadas em modelos matriciais estocásticos ambientais. As diretrizes de manejo foram retiradas das análises de elasticidades e ponderadas pelas oportunidades de manejo indicadas pelas matrizes de transição. Os limites superiores dos intervalos de confiança dos λ_s (λ_s estocásticos) ou o $\lambda_s = 1$, dos dois o maior, foram adotados como metas para o manejo.

Schefflera angustissima mostrou-se mais sensível à estocasticidade ambiental, e *A. anthelmia* à estocasticidade demográfica. Apenas a população de *A. anthelmia* encontra-se sob risco de extinção e, para reduzi-lo a níveis inferiores a 5 %, seu λ_s precisa ser aumentado em 5,47 pontos percentuais. As estratégias de manejo mais eficientes nesse sentido seriam a remoção prévia dos galhos e árvores mortas, que ameaçam cair sobre as plantas, e o controle de lianas. Entretanto, só o controle de lianas parece ser exequível.

Particularmente no caso de *A. anthelmia*, as diretrizes de manejo indicadas pelas elasticidades não se mostraram suficientes para reduzir o risco de extinção a menos de 5%. O crescimento de infantes, de elasticidade mínima, gerou impactos muito maiores do que as taxas de maiores elasticidades. Essa condição atípica evidenciou algo de excepcional na dinâmica dessa população: a presença de um “gargalo” em seu ciclo de vida. O crescimento de infantes está sendo tão restringido que estas plantas não estão conseguindo avançar em sua ontogenia. Aparentemente, esse “gargalo” resulta do ataque de insetos formadores de galhas.

ABSTRACT

Demographic rates are subject to stochastic factors. Part of the variability they cause is known as demographic stochasticity and is related to individual intrinsic differences. The remaining part of such variability is associated with environmental factors and is known as environmental stochasticity. Because these two different sources of variability can cause distinct influences in the populations' dynamics, it is important to distinguish them, since the strategies to control their impacts, when necessary, can be quite different. The objectives of this chapter are: (1) to evaluate the relative importance of environmental and demographic stochasticities for the population dynamics of *S. angustissima* and *A. anthelmia*, (2) to fit stochastic matrix models for these populations, (3) to determine possible extinction risks, based on these matrix models projections and (4) if extinction risks were found, to propose management guidelines, aiming at bringing these risks to levels lower than 5%.

The relative importance of the two kinds of estochasticities were evaluated by differences of λ_s tests, and also by G tests. The extinction risk analyses were based on environmental stochastic matrix models. The management guidelines were taken from the elasticity analyses and constrained by the management opportunities indicated by the transition matrix. The upper limits for the λ_s ' confidence intervals (stochastic λ_s) or the $\lambda_s = 1$, the highest of them, were adopted as management goals.

Schefflera angustissima was more responsive to the environmental estochasticity and *A. anthelmia* to the demographic stochasticity. Only *A. anthelmia* population is under extinction risk and, in order to lower it to levels inferior to 5%, its λ_s has to be raised in 5,45 percent points. The most effective management strategies to meet this goal would be to previously remove dead trees and branches, which could fall over the plants, and to control the lianas' growing rates. However, only the liana growth control seems to be feasible.

For *A. anthelmia*, the management guidelines pointed out by the elasticities found, did not succeed in lowering the extinction risk to levels inferior to 5%. The growth of infants, with a quite low elasticity, caused much higher impacts than the rates of higher elasticities. This atypical situation has overexposed a peculiar aspect about this population dynamics: the presence of a "bottle-neck" effect in its life cycle. The infant growth is being so constrained that these plants are not succeeding at evolving along their ontogeny. Apparently, this "bottle-neck" effect results from the attack of gall-forming insects.

INTRODUÇÃO

As taxas de sobrevivência, crescimento e fecundidade de uma população encontram-se sob influência de uma série de fatores, tanto intrínsecos como extrínsecos à dinâmica populacional. Boa parte destes fatores ou é desconhecida, ou é conhecida, mas não é controlada. Sabe-se, no entanto, que as influências que exercem nas dinâmicas populacionais são variáveis. Conseqüentemente, as taxas demográficas das populações sob suas influências variam também. Estas variações podem ocorrer entre indivíduos em um mesmo tempo, ou no decorrer do tempo, tanto comparando-se os mesmos indivíduos como indivíduos diferentes (Kendall 1998).

A variação que ocorre entre indivíduos, não necessariamente dependentemente do tempo e sob as mesmas condições ambientais, é conhecida como estocasticidade demográfica. É causada essencialmente por diferenças intrínsecas aos indivíduos como, por exemplo, as relacionadas a genótipo e ao estado nutricional (Pfister & Stevens 2003, Kendall 1998, Lande 1993). Este tipo de estocasticidade diz respeito às chances de realização das probabilidades individuais de sobrevivência, crescimento e fecundidade em uma população (Lande 1993). O impacto da estocasticidade demográfica é progressivamente maior quanto menor for a população, já que a morte ou falha na reprodução de uma árvore adulta, por exemplo, causa impacto muito maior em uma população com dez plantas reprodutivas do que em outra com cem plantas reprodutivas. Mais do que isso, quanto menor a população maior será a probabilidade de que a estocasticidade demográfica, por si só, possa levá-la à extinção (Kendall 1998, Lande 1993), mesmo em curto prazo (Kendall 1998).

A variação que ocorre ao longo do tempo é normalmente atribuída a fatores relacionados às condições ambientais, e são extrínsecos às dinâmicas populacionais. Geralmente estes fatores se manifestam na forma de estresses e distúrbios, como definidos no

capítulo 1, e o tipo de variabilidade que causam é comumente chamada de estocasticidade ambiental (Pfister & Stevens 2003, Kendall 1998, Lande 1993). Essas variações das condições ambientais afetam diretamente as dinâmicas populacionais, reduzindo as taxas de sobrevivência e crescimento, aumentando o risco de extinção e ainda diminuindo o tempo médio para que tal extinção ocorra (Lande 1993). Certamente influenciam as taxas de fecundidade também. Seus efeitos dependem diretamente das intensidades e frequências das variações das condições ambientais e, caso assumam proporções de grandes distúrbios, a probabilidade de extinção será uma ameaça real (Boyce 1992).

A influência de fatores estocásticos ambientais, no entanto, não se limita a variações em escala temporal. Os mesmos tipos de variações nas condições ambientais às quais as plantas estão sujeitas ao longo do tempo podem, eventualmente, ocorrer também em escala espacial. Silva et al. (1991) estudaram duas populações de *Andropogon semiberbis* (Poaceae), sendo que uma delas havia sido atingida por fogo, enquanto que a outra havia sido protegida. Tuljapurkar et al. (2003) estudaram uma população de *Ardisia escallonioides* (Myrsinaceae) em uma região sujeita a furacões. Inferiram então diferentes estados de habitat através do grau de abertura do dossel da floresta local, partindo da premissa de que os furacões abrem grandes clareiras, e um dossel desenvolvido e compacto significa que o local não foi atingido por este tipo de distúrbio. Fréville et al. (2004) estudaram seis populações endêmicas de *Centaurea corymbosa* (Asteraceae) e, mesmo não tendo mencionado evidências de diferenças significativas entre as condições ambientais locais para estas populações, reconhecem que a variabilidade das taxas demográficas entre elas devia-se, pelo menos em parte, a fatores ambientais.

Diferentemente do que acontece em relação à estocasticidade demográfica, a importância da estocasticidade ambiental independe do tamanho da população (Lande 1993).

Kendall (1998) afirma que, dentre essas duas fontes de variabilidade, apenas a

estocasticidade ambiental afeta as aptidões (fitness) das populações em longo prazo. Neste aspecto, Higgins et al. (2000) sustentam que a estocasticidade ambiental pode até mesmo ser vantajosa para algumas populações, se as mesmas forem sujeitas ao mecanismo de “storage effect”, comentado no capítulo anterior, através do qual podem reservar seus recursos para investi-los nos anos mais favoráveis. Se assim for feito, as contribuições destes anos para as dinâmicas populacionais tornam-se maiores do que as contribuições dos anos menos favoráveis, o que implicaria em uma aptidão maior do que na ausência deste mecanismo.

A estocasticidade ambiental é normalmente entendida como sendo a variabilidade observada nas taxas demográficas a cada recenseio da população. Em verdade, essa variabilidade pode ser composta tanto pela estocasticidade ambiental como pela estocasticidade demográfica, já que os fatores responsáveis pela estocasticidade demográfica também atuam ao longo do tempo (Kendall 1998). Considerando-se que estas fontes de variabilidade podem influenciar as dinâmicas populacionais de forma distinta, torna-se importante distingui-las, pois as estratégias necessárias para controlar seus impactos, se necessário, podem ser diferentes.

Esta distinção entre tais fontes de variabilidade é uma característica apenas de trabalhos mais recentes. Bierzychudek (1982) produziu um dos primeiros trabalhos de dinâmica de populações de plantas, via modelos matriciais, que considerou a influência da variabilidade das taxas demográficas na dinâmica de duas populações de *Arisaema triphyllum* (Araceae). A autora concluiu que a variabilidade observada era decorrente de estocasticidade ambiental e que a mesma, associada à grande plasticidade fenotípica que a espécie apresentava, tornava impossível inferir sobre o futuro das populações. Entretanto, não considerou a possibilidade de que parte da variabilidade observada pudesse decorrer de estocasticidade demográfica. Já Fréville et al. (2004), em seu estudo de *C. corymbosa*, fizeram tal distinção e, por conta disso, puderam afirmar com 95% de confiabilidade que a

estocasticidade ambiental estava afetando significativamente a dinâmica desta espécie.

Nos estudos de biologia da conservação, as análises de viabilidade de populações (PVAs) são atualmente reconhecidas como a melhor abordagem para comparar a eficiência de diferentes estratégias de manejo. Essas análises, em especial no caso de populações de plantas, têm sido ultimamente baseadas em modelos matriciais estocásticos (Reed et al. 2002, Menges 2000). Entretanto, Fréville et al. (2004) sustentam que antes de construir tais modelos é necessário acessar como as taxas demográficas variam, tanto espacialmente como temporalmente.

Os objetivos deste capítulo são (1) avaliar as importâncias relativas das estocasticidades ambiental e demográfica para as dinâmicas de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*, (2) construir modelos matriciais estocásticos para estas populações, (3) determinar eventuais riscos de extinção, com base em projeções destes modelos estocásticos e (4) em caso de haver risco de extinção, propor diretrizes para o manejo das populações no sentido de reduzir tal risco a níveis inferiores a 5%.

Como *S. angustissima* é relativamente mais densa e possui características menos competitivas, enquanto que *A. anthelmia* tem população muito menos densa, mas mostrou características mais competitivas, assumem-se as seguintes hipóteses: (I) a população de *S. angustissima* é mais susceptível à estocasticidade ambiental do que à estocasticidade demográfica, enquanto que (II) a população de *A. anthelmia* é mais susceptível à estocasticidade demográfica do que à estocasticidade ambiental.

Na medida em que fatores estocásticos tendem a impactar negativamente as dinâmicas populacionais (Kendall 1998, Lande 1993), e levando-se em consideração os λ s de valores próximos a 1 obtidos para *S. angustissima* e *A. anthelmia* no capítulo anterior, assumem-se ainda as hipóteses de que (III) ambas as populações sofrem reduções em suas taxas de crescimento devido à estocasticidade, e (IV) ambas as populações encontram-se sob risco de

extinção local.

MATERIAIS E MÉTODOS

Distribuição das taxas ajustadas aos ciclos de vida para matrizes anuais

As taxas de mortalidade de reprodutivos II de *S. angustissima*, de reprodutivos de *A. anthelmia* e de transição de infantes para juvenis de *A. anthelmia*, que foram estimadas para as matrizes médias no capítulo 2, foram alocadas para matrizes anuais. Para orientar a escolha da matriz anual que receberia cada taxa, utilizaram-se os λ s determinísticos, já que supõe-se que eles estejam diretamente sob influência das condições ambientais, assim como as taxas a serem apropriadas. Desta forma, a mortalidade de reprodutivos II de *S. angustissima* foi apropriada à matriz de 2004, a de menor λ ; a mortalidade de reprodutivos de *A. anthelmia* foi apropriada à matriz de 2002, a de menor λ (de acordo com seu $2^\circ\lambda$); enquanto que a transição de infantes para juvenis de *A. anthelmia* foi apropriada à matriz de 2000, a de maior λ (de acordo com seu $3^\circ\lambda$).

Significância dos crescimentos anuais observados

As significâncias das taxas de crescimento anuais de cada população, representadas pelos seus λ s determinísticos anuais, foram avaliadas por testes de “bootstrap”, baseados em reamostragem estatística (Manly 2001). A cada iteração, as histórias de vida de cada indivíduo foram sorteadas, aleatoriamente e com reposição, e empregadas na construção de uma nova matriz, da qual era calculado um novo λ . A hipótese nula foi a de ausência de crescimento ou retração nas populações, expressa como $\lambda = 1$. A estatística teste utilizada foi $|\lambda - 1|$, e indica um teste de hipótese monocaudal. As distribuições de probabilidades desta

estatística foram construídas com base em 9.999 iterações baseadas nos λ s reamostrados mais o λ observado. O nível de significância utilizado foi de 5%.

As apropriações aos testes de significância das taxas que foram ajustadas nos ciclos de vida foram feitas da mesma forma que no capítulo anterior: a cada iteração, o evento em questão era sorteado, com probabilidade de ocorrência idêntica à taxa anual para ele estimada no capítulo 2. Se o sorteio apontasse para a ocorrência do evento, o mesmo era apropriado à tabela de histórias de vida com base na qual seriam calculadas as taxas demográficas da nova matriz de transição.

A relevância dos fatores estocásticos e as importâncias relativas das estocasticidades demográfica e ambiental para as dinâmicas populacionais

A estocasticidade está expressa na variabilidade das taxas demográficas nestes cinco anos, e a abordagem para estimar sua relevância para as dinâmicas populacionais foi a mesma utilizada por Fréville et al. (2004). As significâncias das diferenças entre os λ s anuais de cada população foram avaliadas por testes de permutação, baseados em reamostragem estatística (Manly 2001). A permutação consistiu em uma redistribuição aleatória das histórias de vida de cada indivíduo, entre as amostras anuais relativas a cada espécie. A hipótese nula neste caso é a da igualdade entre os λ s e a estatística teste utilizada foi o desvio-padrão de λ . A significância da estatística foi obtida da distribuição da hipótese nula, segundo a qual o desvio-padrão dos λ s = 0, e que é composta pela estatística observada mais outras 9.999 estatísticas produzidas via reamostragem. A comprovação da hipótese nula implica em que a variabilidade nas taxas demográficas se deve preferencialmente à estocasticidade demográfica, enquanto que sua rejeição significa que a variabilidade observada deve-se preferencialmente à estocasticidade ambiental (Fréville et al. 2004).

As apropriações aos testes de permutação das taxas ajustadas aos ciclos de vida foram

feitas da mesma maneira que para os testes de “bootstrap”. Entretanto, as probabilidades de ocorrência destes eventos ajustados foram ponderadas pelo número de matrizes que participaram da análise (2, quando as matrizes foram comparadas duas a duas e 5, quando foram comparadas todas ao mesmo tempo). Desta forma, essas probabilidades foram mantidas, em média, equivalentes às estimativas do capítulo 2.

Para avaliar mais profundamente as importâncias relativas das estocasticidades demográfica e ambiental foi utilizado adicionalmente o teste G (Kendall 1998, Sokal & Rolf 1995), aplicado sobre os dados de sobrevivência das espécies ao longo dos cinco anos em que foram estudadas. Kendall (1998) defende que este teste efetivamente diferencia a estocasticidade demográfica da estocasticidade ambiental, à exceção de quando esta última é muito pequena. O teste G assume a hipótese nula de independência entre a sobrevivência e o tempo, caracterizando assim a ausência de estocasticidade ambiental. Na ausência desta, a variabilidade deve então ser creditada à estocasticidade demográfica (Kendall 1998). Dados sobre a sobrevivência de sementes de *S. angustissima* foram excluídos da análise, já que devido à falta de informações sobre a variabilidade da taxa de sobrevivência dessa classe, a mesma foi assumida como constante ao longo do tempo. Como essa classe compreende mais de 90% dos indivíduos da população, sua inclusão na análise provavelmente criaria um viés nos resultados em favor da hipótese nula, aumentando o erro tipo dois do teste.

Para todos estes testes estatísticos adotou-se nível de significância de 5%.

Modelagem estocástica

Através da construção de modelos matriciais estocásticos ambientais (Caswell 2001), foi acessado o impacto que a variabilidade ambiental exerce nas dinâmicas das populações estudadas. Na formulação dos modelos foram assumidas três premissas: 1) as taxas demográficas com base nas quais as matrizes de transição \mathbf{A}_t ($t = 1:5$) foram geradas, foram

diretamente influenciadas pelas condições ambientais do período a que se referem. Isso implica em que a variabilidade ambiental observada está embutida na variabilidade que existe entre estas matrizes. 2) Não existe autocorrelação entre os eventos ambientais, representados pelas matrizes de transição A_t , ou seja, estes eventos são independentes entre si. 3) A probabilidade de ocorrência de cada um desses eventos ambientais é a mesma, ou seja, a ocorrência dos eventos ambientais obedece à distribuição uniforme de probabilidades (Caswell 2001, Bierzychudek 1982).

Para obter uma estimativa do λ estocástico ambiental (λ_s), um vetor estrutura populacional hipotético, constituído de uma única planta em cada classe de tamanho, foi multiplicado sucessivamente por matrizes de transição, sendo que a cada iteração uma nova matriz era sorteada do conjunto das cinco matrizes disponíveis para cada população. O λ_s então é retirado da relação entre o vetor populacional inicial e o vetor populacional final dessa série. O valor adotado como λ_s foi extraído da média de 100 valores, cada um calculado com base em 100.000 iterações.

As taxas ajustadas aos ciclos de vida foram apropriadas, cada uma, a uma das cinco matrizes anuais. Como cada uma das matrizes tem probabilidade $p = 1/5$ de ser sorteada, as taxas ajustadas foram multiplicadas por 5 para manterem-se equivalentes, em média, às estimativas feitas no capítulo 2

Em relação aos testes de significância, as apropriações das taxas ajustadas aos ciclos de vida foram feitas de forma semelhante ao que foi descrito para os testes de significância das taxas de crescimento anual observadas. A diferença foi que as probabilidades de ocorrência dos eventos, por terem sido apropriadas a apenas uma das cinco matrizes anuais, foram multiplicadas por 5 para manterem-se equivalentes, em média, às estimativas feitas no capítulo 2. Além disso, as distribuições de probabilidades das hipóteses nulas, representadas pela estatística $|\lambda_s - 1|$, foram construídas com apenas 99 iterações além do valor observado.

Foram feitas algumas simulações, com o objetivo de avaliar o impacto da variabilidade ambiental nas dinâmicas das populações. Para acessar diretamente o risco de extinção das populações, foram feitas projeções dos modelos para 100, 200 e 500 anos. Entendeu-se que estas atingiriam um estado de extinção iminente, ou seja, irreversível, se suas abundâncias atingissem números inferiores a 1000 indivíduos, no caso de *S. angustissima*, ou 100 indivíduos, no caso de *A. anthelmia*. A escolha destes critérios foi baseada nas distribuições estádio-estável, determinadas no capítulo anterior, e também nas durações das etapas de seus ciclos de vida. Segundo a EEE de *S. angustissima*, com 1000 plantas ou menos não haveria um único adulto reprodutivo nas populações e, possivelmente, um único pré-reprodutivo. Para *A. anthelmia* a mesma condição é atingida se a população se reduzir a 100 plantas. Sendo assim, estas levariam muitos anos para repor seus níveis atuais de recrutamento. Assume-se aqui que esta interrupção prolongada na fecundidade seria suficiente para causar as extinções destas populações.

Além do cálculo probabilístico do risco de extinção, foram produzidos gráficos com 100 projeções de cada população, por períodos de 100 anos, para avaliar melhor, em curto prazo, o impacto da variabilidade ambiental em suas dinâmicas.

As elasticidades foram aqui também interpretadas como indicadoras de estratégias para manejo, e também para estudos comparativos das dinâmicas das duas populações. As diretrizes de manejo sugeridas pelas elasticidades foram ponderadas pelas oportunidades de manejo (taxas demográficas altas que poderiam ser reduzidas ou taxas demográficas baixas que poderiam ser aumentadas), inferidas desta vez diretamente das matrizes **At**. Os impactos destas estratégias de manejo foram estudados através de manipulações nas respectivas matrizes de transição **At**.

Procurou-se utilizar os mesmos objetivos e metas estipulados no capítulo anterior, já que ambos foram considerados factíveis. Assim sendo, não haveria motivos para alterá-los,

mesmo porque não existe espaço para grandes variações, já que estas tendem a tornar as metas menos realistas. Desta forma, foi dada preferência a objetivos relacionados às classes de plantas maiores.

Os objetivos e suas respectivas metas são apresentados em três diferentes cenários, definidos da mesma forma que no capítulo anterior. Cabe enfatizar novamente que o conjunto de objetivos e metas específicas está subordinado ao objetivo global (reduzir o risco de extinção a menos de 5%) e à sua meta global (aumentar o λ atual ao nível do limite superior de seu intervalo de confiança).

O cenário 1 apresenta alta efetividade na redução de retrações, além de estímulo ao crescimento, concentrando-se nas plantas maiores e menos abundantes.

O cenário 2 apresenta uma queda na efetividade das reduções de retrações e aumento das taxas de crescimento das plantas maiores e, para compensar estas perdas, exige maior contribuição das taxas de crescimento de plantas menores.

O cenário 3 apresenta uma baixa efetividade das reduções de retrações e no aumento das taxas de crescimento das plantas maiores, e exige contribuição ainda maior das taxas de crescimento de plantas menores.

Os incrementos nas taxas de crescimento foram feitos preferencialmente nas matrizes onde estas taxas eram menores, à exceção das taxas de crescimento de infantes, as quais receberam incrementos de mesmo montante em todas as cinco matrizes.

Todos os cálculos foram feitos com o software MatLab 6, release 12 (The Math Works Inc., Natick, Massachusetts, EUA).

RESULTADOS

A tabela 6.1 apresenta as taxas de crescimento anual (λ) para as duas populações e suas significâncias inferidas via “bootstrap”. Nenhum dos λ s obtidos é significativamente diferente de 1; valor que representa a ausência de crescimento ou de retração.

Tabela 6.1. Significâncias das taxas de crescimento.

<u>Ano</u>	<i>S. angustissima</i>		<i>A. anthelmia</i>	
	λ	<i>p</i>	λ	<i>p</i>
2000	1,0064	0,5245	1,0000	1,0000
2001	0,9566	0,3708	1,0000	1,0000
2002	1,0547	0,3102	0,9341	1,0000
2003	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
2004	0,9274	0,1784	1,0000	1,0000

Comparados estes λ s, observam-se algumas diferenças significativas entre eles para *S. angustissima*. Para *A. anthelmia* não se observou nenhuma diferença significativa (tabela 6.2).

Tabela 6.2. Significâncias das diferenças entre os λ s.

	<i>S. angustissima</i>				<i>A. anthelmia</i>			
	<u>2001</u>	<u>2002</u>	<u>2003</u>	<u>2004</u>	<u>2001</u>	<u>2002</u>	<u>2003</u>	<u>2004</u>
<u>2000</u>	0,1187	0,6249	0,6849	0,0042	1,0000	0,1247	1,0000	1,0000
<u>2001</u>	-	0,0004	0,3123	0,3707	-	0,5258	1,0000	1,0000
<u>2002</u>	-	-	0,0080	0,0001	-	-	1,0000	1,0000
<u>2003</u>	-	-	-	0,0040	-	-	-	1,0000

Os testes de significância das diferenças entre os λ s anuais, considerando os conjuntos de cinco λ s de cada população, mostraram diferenças significativa para *S. angustissima* ($p = 0,0001$) e não significativa para *A. anthelmia* ($p = 1$).

Os resultados dos testes G também indicam heterogeneidade nas taxas de sobrevivência das duas espécies ao longo destes cinco anos: *S. angustissima* $G = 641,790$, valor crítico = $\chi^2_{0,05(4)} = 9,488$, $p < 0,001$; *A. anthelmia* $G = 56,480$, valor crítico = $\chi^2_{0,05(4)} = 9,488$, $p < 0,001$.

A taxa de crescimento populacional de *S. angustissima* foi estimada em 0,9962, significando uma retração anual da ordem de 0,38%. Com base no intervalo de confiança para $\lambda_s=1$ ($0,9938 \leq [\lambda_s=1] \leq 1,0062$) é possível afirmar com mais do que 95% de probabilidade de acerto que essa taxa de crescimento não é significativamente diferente de 1.

As maiores variabilidades em suas taxas demográficas estão relacionadas às regressões de classes de tamanho (tabela 6.3).

Tabela 6.3. Coeficientes de variação das taxas de transição e de fecundidade de *S. angustissima*. Em destaque os maiores valores. Em verde as transições não observadas.

	sem.	plânt.	inf.	juv. I	juv. II	pré-rep.	rep. I	rep. II
sem.	0	0	0	0	0	0	0,6414	0,6413
plânt.	0,0000	0,2961	1,7321	0	0	0	0	0
inf.	0	1,2569	0,1129	1,0149	0	0	0	0
juv. I	0	0	0,2470	0,0668	1,3273	1,7321	0	0
juv. II	0	0	0	0,9513	0,1437	1,0462	0	0
pré-rep.	0	0	0	0	0,2014	0,1930	0,9838	1,7321
rep. I	0	0	0	0	0	0,6086	0,2347	1,1917
rep. II	0	0	0	0	0	0	0,7772	0,2220

Apesar da alta sensibilidade de λ_s à sobrevivência (estase) de reprodutivos II, são as transições com crescimento, especialmente de infantes, as que mais impactam a taxa de crescimento desta população (tabela 6.4).

Tabela 6.4. Sensitividade de λ_s às taxas de transição e fecundidade de *S. angustissima*. Em destaque os maiores valores. Em verde as sensibilidades de transições não observadas.

	sem.	plânt.	inf.	juv. I	juv. II	pré-rep.	rep. I	rep. II
sem.	0,0122	0,0010	0,0003	0,0001	0,0000	0,0000	0,0000	0,0000
plânt.	0,3760	0,0301	0,0078	0,0020	0,0007	0,0002	0,0002	0,0003
inf.	3,6369	0,2909	0,0757	0,0194	0,0071	0,0018	0,0020	0,0025
juv. I	29,399	2,3503	0,6109	0,1563	0,0577	0,0141	0,0161	0,0202
juv. II	66,936	5,3522	1,3911	0,3561	0,1313	0,0322	0,0367	0,0461
pré-rep.	238,06	19,041	4,9449	1,2660	0,4670	0,1146	0,1305	0,1638
rep. I	366,27	29,289	7,6007	1,9467	0,7188	0,1765	0,2010	0,2520
rep. II	412,55	32,992	8,5610	2,1926	0,8097	0,1988	0,2264	0,2839

Em relação às elasticidades, são as sobrevivências (estase) que mais contribuem para a taxa de crescimento populacional (tabela 6.5).

Tabela 6.5. Elasticidade de λ_s às taxas de transição e fecundidade de *S. angustissima*. Em destaque os maiores valores. Em verde as elasticidades de transições não observadas.

	sem.	plânt.	inf.	juv. I	juv. II	pré-rep.	rep. I	rep. II
sem.	0	0	0	0	0	0	0,0036	0,0085
plânt.	0,0121	0,0178	0,0000	0	0	0	0	0
inf.	0	0,01121	0,0627	0,0006	0	0	0	0
juv. I	0	0	0,0115	0,1372	0,0067	0,0002	0	0
juv. II	0	0	0	0,0179	0,1092	0,00024	0	0
pré-rep.	0	0	0	0	0,0147	0,0840	0,0128	0,0026
rep. I	0	0	0	0	0	0,0275	0,1395	0,0330
rep. II	0	0	0	0	0	0	0,0441	0,2384

A taxa de crescimento populacional estocástica de *A. anthelmia* foi estimada em 0,9809, o que representa uma retração de 1,91 % ao ano. Com base no intervalo de confiança para $\lambda_s=1$ ($0,9644 \leq [\lambda_s=1] \leq 1,0356$), é possível afirmar com mais de 95% de probabilidade de acerto que essa taxa de retração não é significativamente diferente de 1.

As maiores variabilidades em suas taxas de transição se devem tanto a crescimento como a retração, especialmente no caso de infantes (tabela 6.6).

Tabela 6.6. Coeficientes de variação de λ_s às taxas de transição e fecundidade de *A. anthelmia*. Em destaque os maiores valores. Em verde as transições não observadas.

	plânt.	inf.	juv.	pré-rep.	rep.
plânt.	0,2474	1,7321	0	0	1,1384
inf.	1,7321	0,1035	0	0	0
juv.	0	1,7321	0,5079	1,0392	0
pré-rep.	0	0	1,0784	0,2272	1,0100
rep.	0	0	0	1,0082	0,0465

O crescimento de infantes é o evento que mais impacta a taxa de crescimento populacional, seguida, bem de longe, pelo crescimento de juvenis e pelo crescimento de pré-reprodutivos (tabela 6.7).

Tabela 6.7. Sensitividade de λ_s das taxas de transição e fecundidade de *A. anthelmia*. Em destaque os maiores valores. Em verde as sensitividades de transições não observadas.

	plânt.	inf.	juv.	pré-rep.	rep.
plânt.	0,1676	0,2351	0,0091	0,0039	0,0032
inf.	0,1331	0,1851	0,0072	0,0031	0,0025
juv.	5,0814	7,1023	0,2733	0,1176	0,0968
pré-rep.	7,1491	9,9957	0,3847	0,1655	0,1362
rep.	12,078	16,9316	0,651	0,2797	0,2303

As sobrevivências de juvenis, reprodutivos e infantes são os parâmetros demográficos que mais contribuem para a taxa de crescimento populacional (tabela 6.8).

Tabela 6.8. Elasticidade de λ_s às taxas de transição e fecundidade de *A. anthelmia*. Em destaque os maiores valores. Em verde as elasticidades de transições não observadas.

	plânt.	inf.	juv.	pré-rep.	rep.
plânt.	0,1509	0,0016	0	0	0,0116
inf.	0,0132	0,1679	0	0	0
juv.	0	0,0116	0,2355	0,0204	0
pré-rep.	0	0	0,0320	0,1125	0,0174
rep.	0	0	0	0,0291	0,1963

A figura 6.1 mostra o resultado de 100 projeções da população de *S. angustissima*. Não é possível identificar qualquer tendência de crescimento ou retração para essa população.

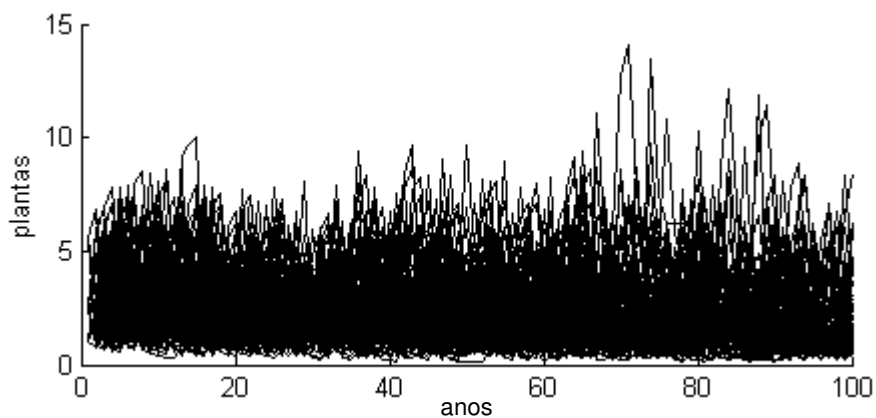


Figura 6.1. Trajetória da população de *S. angustissima* com base em 100 projeções estocásticas. Plantas em escala de 10^4 .

A figura 6.2 mostra o resultado de 100 projeções da população de *A. anthelmia*. Nota-se uma tendência de diminuição da abundância nesta população, o que pode implicar em sua extinção local.

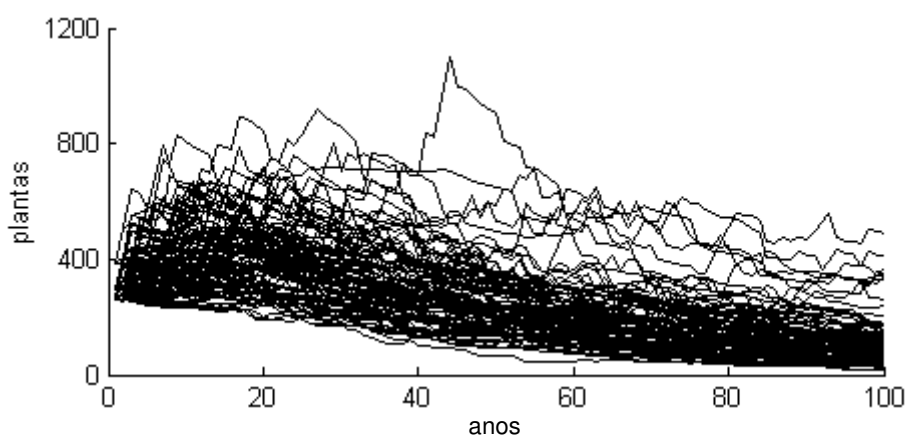


Figura 6.2. Trajetória da população de *A. anthelmia* com base em 100 projeções estocásticas.

A tabela 6.9 apresenta o risco de extinção das populações com base em 100 projeções estocásticas para cada uma delas. Em relação às observações retiradas das figuras 6.1 e 6.2, nota-se que o risco de extinção de *A. anthelmia* é ainda maior do que aparenta a figura 6.2.

Tabela 6.9. Risco de extinção.

	100 anos	200 anos	500 anos
<i>S. angustissima</i>	0	0	0
<i>A. anthelmia</i>	17 %	52,50 %	74,60 %

No caso de *S. angustissima* basta o manejo de reprodutivos II para reduzir seu risco de extinção em longo prazo a níveis inferiores a 5%. Para tanto, basta eliminar suas retrações para pré-reprodutivos, cuja taxa atual é de 1,54%, e reduzir em 50% suas retrações para reprodutivos I, cuja taxa atual é de 12,77%.

Para *A. anthelmia* as exigências são bem maiores, sendo necessário estabelecer objetivos de manejo inclusive para infantes (tabela 6.10).

Tabela 6.10. Cenários com diferentes combinações de metas necessárias para que se reduza a menos de 5% o risco de extinção de *A. anthelmia*. As variações na taxa de retração estão expressas em percentuais da taxa observada. Os incrementos nas taxas de crescimento estão expressos em pontos percentuais, com o percentual relativo à taxa observada na matriz média entre parênteses. I = infantes, J = juvenis, PR = pré-reprodutivos e R = reprodutivos.

	CENÁRIO 1	CENÁRIO 2	CENÁRIO 3
<u>RETRAÇÃO</u>			
R → PR	- 100	- 90	- 60
PR → J	- 100	- 80	- 50
I → P	- 100	- 100	- 100
<u>CRESCIMENTO</u>			
PR → R	+ 5,00 (45)	+ 4,00 (36)	+ 2,50 (23)
J → PR	+ 6,00 (69)	+ 4,50 (52)	+ 2,70 (31)
I → J	+ 0,45 (142)	+ 0,60 (223)	+ 1,15 (518)

DISCUSSÃO

Apesar de as taxas de crescimento e retração anuais não serem significativas, tanto para *S. angustissima* como para *A. anthelmia*, as diferenças entre os λ s de *S. angustissima* indicam que a variabilidade ambiental é significativa para sua população. Os resultados do teste corroboram estes resultados, o que permite afirmar que, para *S. angustissima*, a estocasticidade ambiental é mais importante do que a estocasticidade demográfica.

No caso de *A. anthelmia*, os resultados dos testes de significância das diferenças entre os λ s indicam que a estocasticidade demográfica é mais importante; mas os resultados do teste *G* apontam para uma importância maior da estocasticidade ambiental. Como os testes de significância das diferenças entre os λ s incorporam as taxas de sobrevivência, crescimento e

fecundidade, enquanto que o teste G é específico para sobrevivência, os resultados dos testes baseados nos λ_s são mais completos e devem ser prestigiados em detrimento do resultado do teste G . Contudo, o resultado do teste G auxilia na interpretação dos impactos dessa variabilidade ambiental. Como algumas das diferenças entre os λ_s estiveram muito próximas do nível de significância, é possível supor que as taxas de crescimento e/ou fecundidade contrabalançaram os impactos que a variabilidade ambiental provocou nas taxas de sobrevivência (impactos estes indicados pelo resultado do teste G). Mais do que isso, se o impacto da estocasticidade ambiental é real, mas só é relevante para a sobrevivência das plantas, conclui-se que essa variabilidade atua basicamente como um indutor de mortalidade na dinâmica dessa população.

Em suma, *S. angustissima* mostrou-se mais sensível à estocasticidade ambiental, enquanto que *A. anthelmia* mostrou-se mais sensível à estocasticidade demográfica. Isso não é surpresa, pois suas populações têm tamanhos muito diferentes, sendo a de *A. anthelmia* muito menor do que a de *S. angustissima*.

As diferenças entre os λ_s estocásticos (λ_s) e seus correspondentes determinísticos não são significativas, já que os intervalos de confiança dos λ_s estocásticos encontram-se dentro dos intervalos de confiança dos respectivos λ_s determinísticos, e essa falta de significância é um obstáculo para a interpretação das influências que os fatores estocásticos possuem sobre as dinâmicas populacionais. Entretanto, se não é possível fazer afirmações seguras sobre os impactos dessas influências, é importante especular a respeito, já que o estudo das dinâmicas populacionais e dos impactos que estas recebem de fatores estocásticos são objetivos fundamentais deste trabalho. Além do mais, eventuais hipóteses que essas especulações levantem sobre as influências desses fatores estocásticos podem ser importantes na determinação de objetivos e estratégias para o manejo das populações.

Schefflera angustissima passou de um crescimento de 0,04 % no modelo

determinístico para uma retração de 0,38 % no modelo estocástico, o que implica em uma piora de 0,42 pontos percentuais em sua aptidão (fitness). *Andira anthelmia* passou de uma retração de 1,68 % no modelo determinístico para uma retração de 1,91 % no modelo estocástico, o que implica em uma piora de 0,23 pontos percentuais em sua aptidão (fitness). Fica evidente, então, que *S. angustissima* sofreu mais com os fatores estocásticos do que *A. anthelmia*.

Entretanto, apesar de ter apresentado um desempenho melhor do que o de *S. angustissima*, sob condições estocásticas, *A. anthelmia* ainda assim apresentou uma queda de desempenho. Os desempenhos nos anos mais favoráveis (os que apresentam λ maiores) não foram bons o suficiente para contrabalançar os desempenhos ruins dos anos menos favoráveis. Desta forma, os resultados aqui discutidos não oferecem suporte à hipótese de “storage effect” que foi aventada no capítulo anterior.

Algumas taxas demográficas variaram bastante durante os cinco anos deste estudo, principalmente as de crescimento e de retração, sugerindo que estas são as taxas que primeiro respondem às mudanças nas condições ambientais. Todavia, tanto para *S. angustissima* como para *A. anthelmia*, à exceção da taxa de crescimento de infantes de *A. anthelmia*, as taxas que mais variaram não são as que apresentam maiores sensibilidades ou elasticidades. Isso leva a crer que a variabilidade das taxas demográficas destas populações tem pouca influência em suas aptidões. Morris & Doak (2004) sugerem que, para plantas de ciclo de vida longo, a seleção natural tende a favorecer características que causem redução na variabilidade das taxas de sobrevivência, particularmente de plantas maiores. De fato, a taxa de sobrevivência de adultos, no caso de *A. anthelmia*, é a de menor coeficiente de variação; enquanto que para *S. angustissima* as taxas de sobrevivência apresentam os menores coeficientes de variação, apesar de não serem os adultos a possuírem as taxas de menor variabilidade.

Os padrões de elasticidade obtidos de *S. angustissima* foram praticamente idênticos

aos obtidos por meio do modelo determinístico em dinâmica transiente. No caso de *A. anthelmia*, foram muito parecidos também. Essa tendência a uma semelhança entre os resultados de análises de perturbação de modelos determinísticos e de modelos estocásticos é relativamente comum (Caswell 2001).

Schefflera angustissima e *A. anthelmia* têm as magnitudes de suas elasticidades hierarquizadas da seguinte forma: sobrevivência > crescimento > fecundidade. A sobrevivência nesse caso pressupõe a permanência na mesma classe. Este é o padrão esperado para espécies de plantas perenes, lenhosas e de ciclo de vida longo, como as de hábito arbóreo (Silvertown et al. 1996, Silvertown et al. 1993). As elasticidades se concentraram nos reprodutivos, no caso de *S. angustissima*, e nos juvenis, no caso de *A. anthelmia*. O padrão mais comum em árvores é o que se expressa em *S. angustissima* (Silvertown et al. 1993).

Tanto os λ_s como as elasticidades obtidas através destes modelos estocásticos são médias calculadas em condições assintóticas (Caswell 2001). A variabilidade embutida nas matrizes das populações é grande (ver figuras 6.1 e 6.2, atentando para o curto espaço de tempo dessas projeções em relação aos 100.000 períodos utilizados para os cálculos dos λ_s , sensibilidades e elasticidades) e pode ser cumulativa (Caswell 2001). Portanto, as dinâmicas em curto prazo podem possuir λ_s e elasticidades diferentes dos respectivos parâmetros assintóticos, o que implicaria em diferentes diretrizes de manejo. Sendo assim, as diretrizes de manejo propostas por este tipo de modelos estocásticos devem ser vistas com ressalvas quando forem relacionadas a objetivos de curto prazo. Como as representatividades tanto do λ como das sensibilidades e das elasticidades dependem de propriedades probabilísticas assintóticas (Caswell 2001), reduzir o número de iterações e conseqüentemente o período de projeção dos modelos, com a intenção de melhorar a confiabilidade do λ_s , pode acabar por introduzir um viés na estimativa.

Dentre as duas populações, *A. anthelmia* foi a que mostrou maior necessidade de

intervenção para afastar seu risco de extinção. Como são poucas as chances de que uma eventual extinção ocorra em menos de 100 anos, parece haver tempo suficiente para reverter essa tendência. Como a figura 6.2 indica a formação de uma tendência, aparentemente definitiva, antes mesmo desse prazo, as diretrizes propostas pelos modelos estocásticos parecem ser adequadas para orientar a formulação de um plano de manejo para esta população, pois, nessa condição, as características da dinâmica de curto prazo são as mesmas da dinâmica assintótica.

O manejo de *S. angustissima* também foi considerado, para evitar que a taxa de retração observada coloque sua população sob risco de extinção futuramente. Como em seu caso também não é necessário estabelecer metas de curto prazo, não há ressalvas em considerar as diretrizes de manejo apontadas pelo modelo estocástico de sua população.

Os critérios para o estabelecimento dos objetivos e metas específicos para o manejo das populações foram os mesmos adotados no capítulo anterior, com os objetivos sugeridos pelas elasticidades sendo ponderados pelas possibilidades, inferidas das matrizes anuais de transição. A quantidade de objetivos foi limitada àqueles suficientes para atingir as metas globais. Quanto às características dos cenários avaliados, como não havia muito espaço para investir em aumento nas taxas de sobrevivência das classes de plantas maiores, deu-se preferência primeiro às retrações e, por último, às taxas de crescimento.

Na verdade, como a sobrevivência até então referida diz respeito à permanência na mesma classe ao longo do período estudado, quaisquer reversões nos níveis de retração acabam configurando-se em aumentos nos níveis de sobrevivência. Trata-se, portanto, de um investimento indireto nas taxas de sobrevivência, e que acabam impactando o λ_s como tal.

As estratégias de manejo das populações, como não poderia deixar de ser, são as mesmas discutidas no capítulo anterior. Para o manejo de reprodutivos e pré-reprodutivos o controle de lianas lenhosas é indicado. No caso do manejo de infantes e juvenis, além do

controle de lianas a remoção de árvores e galhos mortos dos arredores das plantas também tende trazer resultados positivos. Entretanto, como a remoção de árvores e galhos mortos dos arredores das plantas por ser considerada praticamente inexecutável, pode ser desconsiderada em favor do controle de lianas. Uma outra opção, no caso de *A. anthelmia* seria o controle da infestação de insetos formadores de galhas; mas trata-se de um objetivo difícil, já que não se conhece a magnitude desse problema e nem o seu vetor. Seriam necessários estudos específicos a esse respeito.

Particularmente no caso de *A. anthelmia*, as diretrizes de manejo apontadas pelas elasticidades não foram suficientes para cumprir a meta global, como seria esperado. Praticamente 71% das elasticidades se concentraram nas sobrevivências de infantes, juvenis, pré-reprodutivos e reprodutivos. Mesmo assim, a manipulação destas taxas através da eliminação das retrações não foi suficiente para garantir a meta global estabelecida para a população. Como não havia margem para a manipulação da sobrevivência das plântulas (ver tabela 5.8) optou-se então por manipular as taxas de crescimento. Entretanto, só quando a estratégia de manejo incluiu o crescimento de infantes é que foi possível atingir a meta global.

Essa taxa havia sido determinada arbitrariamente, quando da construção dos modelos de ciclo de vida, e lhe foi atribuído um valor baixo (ver tabela 5.8), o que oferecia, portanto, boas perspectivas para a sua manipulação. E os resultados foram surpreendentes. Alterações mínimas nesta taxa proporcionaram impactos no λ_s muito maiores do que os resultantes da manipulação da taxa de sobrevivência de pré-reprodutivos (ver tabela 6.10). Contudo, a elasticidade desta taxa de crescimento é muito baixa (ver tabela 6.8).

Essa alta sensibilidade do λ_s a uma taxa de baixa elasticidade parece apontar para algo de excepcional no ciclo de vida desta população de *A. anthelmia*. O fato de não ter ocorrido nenhuma transição que pudesse caracterizar esta taxa, apesar de tais transições serem perfeitamente possíveis (ver comentários a respeito na discussão do capítulo 2), sugere a

presença de uma espécie de “gargalo” nesse ciclo de vida, onde o crescimento de infantes está sendo tão fortemente restringido que estas plantas não estão conseguindo avançar em seu desenvolvimento ontogenético. Segundo as simulações que estabeleceram os objetivos e metas de manejo, a eliminação desse gargalo pode levar a uma recuperação relativamente rápida do desempenho desta população e, dessa forma, passa a ser o mais importante dos objetivos de manejo.

Foram diagnosticados em campo dois tipos de fatores capazes de influenciar a dinâmica dos infantes de *A. anthelmia*. O primeiro deles diz respeito às injúrias mecânicas causadas pela queda de árvores e galhos mortos e pelo ataque de lianas, e o segundo se refere ao ataque de insetos formadores de galhas. *Schefflera angustissima* mostrou-se sujeita aos mesmos tipos de injúrias mecânicas, mas não sofreu tamanha restrição no crescimento de seus infantes (ver tabela 5.7). Mais do que isso, a magnitude dos impactos no λ_s referentes à manipulação de sua taxa de crescimento de infantes é substancialmente menor do que no caso de *A. anthelmia*, apesar de sua respectiva elasticidade ser substancialmente maior (ver tabelas 6.4, 6.5, 6.7 e 6.8). Sendo assim, o ataque de insetos formadores de galhas, ou então alguma outra causa não diagnosticada, parece ser o principal determinante deste estrangulamento no ciclo de vida de *A. anthelmia*.

Contudo, apesar de sua importância, o manejo de infantes não é uma tarefa fácil, pois se refere a um número relativamente grande de plantas se comparado ao manejo de pré-reprodutivos. Além disso, como já foi dito anteriormente, não se conhecem até o momento as características da infecção dos infantes pelos insetos formadores de galhas, portanto fica difícil de intervir nesse processo. Mesmo assim, a magnitude dos resultados do manejo desta classe, necessários para que se atinja a meta global de manejo dessa população, é tão pequena, que deve ser alcançada mesmo que a estratégia de manejo de infantes se direcione exclusivamente à redução de injúrias mecânicas.

Ficou claro, no entanto, que a interpretação das elasticidades não pode ser feita indiscriminadamente, sem uma análise mais aprofundada do ciclo de vida da espécie. Silvertown et al. (1996) já haviam detectado essa situação, e argumentam que para elevar o λ de uma população não basta prolongar a vida de seus indivíduos, sendo necessário elevar também as taxas de recrutamento (crescimento e fecundidade). Esse argumento, no entanto, não é intuitivo, pois a elevação dos níveis de sobrevivência de reprodutivos implica em que os mesmos se reproduzirão mais vezes, o que por si só resultaria em aumento nos níveis de recrutamento. De qualquer forma, os resultados obtidos neste capítulo e no capítulo anterior sustentam a hipótese destes autores, pois para atingir as metas globais de manejo propostas no capítulo anterior também foi necessário elevar taxas de crescimento.

As elasticidades podem falhar como diretrizes para manejo em três tipos de situações, segundo de Kroon et al. (2000). A primeira dessas situações se dá quando ocorrem grandes mudanças nas taxas de transições que envolvem crescimento. Este é o caso de *A. anthelmia*, já que a curva de sua taxa de crescimento vai de 10 %, em plântulas, para 0,19 %, em infantes, e sobe novamente para 9,12 %, em juvenis (rever tabela 5.8). A segunda dessas situações diz respeito às oportunidades reais de manejo, as quais estão nas taxas que têm condições reais de variar. O cálculo das elasticidades não leva essa questão em consideração. Esse problema foi aqui contornado quando da definição dos objetivos de manejo, em que as diretrizes propostas pelas elasticidades foram ponderadas pelas oportunidades inferidas das taxas demográficas dos ciclos de vida. A terceira situação vai de encontro com o que dizem Silvertown et al. (1996), e se refere ao fato de que as elasticidades variam de acordo com o λ . A sobrevivência, como aqui considerada, sem mudança de classe, tem sempre valores < 1 , e quando sua importância no ciclo de vida é muito alta, tende a constrianger os valores de λ . Assim, como as sobrevivências tanto das classes de *S. angustissima* como de *A. anthelmia* possuem altas elasticidades, acabam induzindo os λ s a valores próximos a 1, os quais tendem a corresponder

às maiores taxas de sobrevivência dos respectivos ciclos de vida. Em outras palavras, a manipulação de taxas de sobrevivência tendem a levar o λ para valores próximos de 1 e não muito maiores do que isso. Por isso manipulações destas taxas nem sempre são efetivas como diretrizes de manejo, principalmente quando as metas se referem a λ s muito maiores do que 1.

CONCLUSÕES

Schefflera angustissima mostrou-se mais sensível à estocasticidade ambiental, enquanto *A. anthelmia* mostrou-se mais sensível à estocasticidade demográfica.

Apenas a população de *A. anthelmia* encontra-se sob risco de extinção em até 500 anos, precisando de manejo para reduzir esse risco. No caso de *S. angustissima*, como sua taxa de crescimento assintótico estimada foi menor do que 1 e, considerando-se ainda a incerteza a respeito dessa estimativa, existe risco de que sua população assuma uma tendência de retração, a qual pode colocá-la, futuramente, sob risco de extinção. Em decorrência disso, também foram estudadas opções de manejo para sua população. Para reduzir estes riscos a níveis inferiores a 5%, o λ de *S. angustissima* precisa ser aumentado em 1,00 ponto percentual e o de *A. anthelmia* em 5,47 pontos percentuais. As estratégias de manejo são as mesmas discutidas no capítulo anterior: o controle de lianas e a remoção de árvores e galhos mortos que possam cair sobre as plantas. Contudo, apenas o controle de lianas parece ser exequível.

Particularmente no caso de *A. anthelmia*, as diretrizes de manejo apontadas pelas elasticidades não garantiram o cumprimento da meta global. O crescimento de infantes, de elasticidade mínima, gerou impactos no λ_s muito maiores do que os resultantes da manipulação das taxas de maiores elasticidades. Enfim, a taxa de maior sensibilidade mostrou-se essencial para o manejo desta população. Ficou claro, portanto, que a

interpretação das elasticidades não pode ser feita indiscriminadamente, sem uma análise mais aprofundada do ciclo de vida da espécie.

Essa alta sensibilidade do λ_s a uma taxa de baixa elasticidade indicou ainda algo de excepcional na dinâmica dessa população. Trata-se da presença de uma espécie de “gargalo” em seu ciclo de vida, onde o crescimento de infantes está sendo tão restringido que estas plantas não estão conseguindo avançar em seu desenvolvimento ontogenético. Aparentemente, esse gargalo resulta do ataque de insetos formadores de galhas.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Sobre a suficiência amostral

As populações foram amostradas em quatro locais próximos entre si que, a princípio, haviam sido classificados como representativos de uma mesma fitofisionomia. Essa decisão de concentrar as amostras em uma mesma região foi tomada exclusivamente para limitar o esforço amostral e as despesas a ele associadas.

As análises da estrutura da vegetação e da dinâmica de sua cobertura demonstraram, entretanto, que as quatro áreas amostradas possuem diferenças significativas entre si. Na medida em que todas foram caracterizadas como em estágio secundário tardio de regeneração, parecem então ser representativas da variabilidade estrutural desta classe fisionômica. Metzger et al. (aceito), após estudos detalhados da cobertura vegetal na RFMG, afirmam que 86% desta encontra-se em estádios médio e avançado de regeneração; os quais correspondem à definição de estágio secundário tardio adotada neste trabalho.

Enfim, apesar de não compreender todas as fitofisionomias presentes na RFMG, a amostragem feita neste trabalho foi considerada representativa de sua vegetação, na medida em que representa a fitofisionomia correspondente a 86 % da cobertura vegetal local.

Em situações onde a estrutura de apoio ao trabalho de campo e o montante de recursos permitirem, seria mais interessante amostrar um mínimo de cinco áreas, o que garantiria uma amostra mínima para compará-las entre si. A delimitação dessas amostras passaria então a ser baseada em parâmetros populacionais, e não mais em área fixa ou parâmetros fitofisionômicos. Poder-se-ia utilizar, inclusive, como critério para delimitar o tamanho da área a ser amostrada, um número mínimo de plantas para a classe menos abundante do ciclo

de vida. Desta forma, estaria garantido que cada área amostrada possuiria uma amostra bem estruturada da população de interesse, da qual permitiria um estudo completo de dinâmica, o qual poderia, posteriormente, ser comparado com os resultados obtidos de outras áreas amostradas.

Sobre os impactos de fatores estocásticos demográficos

Apesar de ser uma fonte de variabilidade importante para as taxas demográficas, os impactos da estocasticidade demográfica não foram diretamente avaliados neste trabalho, pois os modelos estocásticos aqui utilizados são voltados à estocasticidade ambiental. Novos modelos serão desenvolvidos especificamente para avaliar a estocasticidade demográfica.

Sobre as utilidades das abordagens determinística transiente e estocástica assintótica

Ambas as abordagens têm vantagens e desvantagens. A abordagem determinística transiente é necessária quando a dinâmica populacional ainda depende de suas condições iniciais, mas, em contra partida, não incorpora a variabilidade ambiental. Já a abordagem estocástica assintótica pode incorporar a variabilidade ambiental, mas sua representatividade a curto prazo é questionável, e é baseada na independência em relação às condições iniciais, o que nem sempre se verifica.

Na verdade, um estudo cuidadoso de uma dinâmica populacional deve implementar os dois tipos de análise. A abordagem determinística é necessária, já de início, pois ajuda a determinar se a população se encontra em fase transiente ou assintótica. Mesmo que a população se encontre em fase transiente, a abordagem estocástica assintótica ainda é útil, pois sua característica de projetar a dinâmica populacional em longo prazo, muito além do período estimado de dinâmica transiente, permite que o impacto de determinadas características da dinâmica populacional se acentuem e se destaquem, como aconteceu no

caso de *A. anthelmia*, em relação ao gargalo em seu ciclo de vida.

Sobre a praticidade das estratégias de manejo sugeridas

As estratégias sugeridas para o manejo das populações foram baseadas nas causas diagnosticadas para morte, restrição de crescimento e retração de classe: ataque de lianas e queda de galhos e árvores mortas. O controle dos impactos desses fatores depende, em primeiro lugar, de um mapeamento das populações, o que em si já é bastante trabalhoso. Dependendo do tamanho das populações, o controle absoluto destes fatores pode realmente tornar-se inviável.

A remoção prévia de galhos e árvores mortas parece ser inexecutável, pois o esforço de campo necessário para identificá-los e removê-los a tempo tende a ser alto demais, e é provavelmente inviável. Já o controle de lianas, se focado em plantas pré-reprodutivas e reprodutivas, as quais são menos abundantes do que as menores, torna-se uma opção mais factível, apesar de também requerer um considerável esforço de campo. Entretanto, essa remoção de lianas deve se limitar à parcela da biomassa dessas plantas que estiver em contato direto com as plantas das populações de interesse. Se a remoção de lianas, que naturalmente integram a flora da região, for mais ampla do que isso, poderá interferir no equilíbrio dinâmico da vegetação local, o que não é desejável.

De qualquer forma, mesmo um controle parcial do ataque de lianas já causaria impacto relevante nas dinâmicas populacionais de *S. angustissima* e de *A. anthelmia*.

Sobre a representatividade de características genéticas

A importância das características genéticas das populações e, particularmente, dos indivíduos que as compõe, é inquestionável no que se refere à dinâmica de populações. Suas influências, contudo, se expressam por meio das taxas demográficas, necessariamente. De

fato, a variabilidade genética é tida como o principal componente da estocasticidade demográfica.

Nesse sentido, os impactos atuais que as estruturas genéticas das populações *S. angustissima* e *A. anthelmia* exercem sobre suas dinâmicas estão representados nas análises aqui realizadas, pois as mesmas incluem estocasticidade demográfica, mesmo que isso tenha ocorrido de forma indireta.

O que as análises aqui realizadas não contemplam são impactos futuros, ainda não expressos nas taxas demográficas, decorrentes de processos genéticos populacionais, como depressão endogâmica, por exemplo. Para estudar possíveis impactos desta natureza são necessários novos estudos.

Sobre as dinâmicas populacionais

Schefflera angustissima parece ter melhor desempenho em áreas secundárias menos desenvolvidas, onde a disponibilidade de recursos, particularmente energia luminosa, é maior, como áreas de vegetação menos densa e de dossel sazonalmente decíduo. Já *Andira anthelmia* parece preferir áreas de desenvolvimento secundário mais avançado, de dossel mais compacto, não sujeito a deciduidade sazonal. Nessas condições, suas habilidades competitivas tendem a se sobressair. No conjunto das áreas da RFMG que foram estudadas, entretanto, *S. angustissima* apresentou desempenho superior ao de *A. anthelmia*.

Os estudos de padrões espaciais indicaram a presença de regulação da abundância de *S. angustissima* via processos de mortalidade densidade-dependente, e que estes processos são provocados por competição intraespecífica assimétrica, a qual favorece as plantas maiores. As análises de detecção destes processos regulatórios, contudo, sugerem que eles pouco influenciam sua dinâmica populacional atualmente. Isso indica que a população de *S. angustissima* encontra-se em um estado de relativo equilíbrio no meio ambiente.

Possivelmente devido à baixa densidade local da população de *A. anthelmia*, não foram encontrados padrões consistentes nas análises de seus padrões espaciais ou nas análises de detecção de processos regulatórios. Todavia, o fato de ter sido detectado um caso de regulação de crescimento, sugere que esta população também está sujeita a processos regulatórios.

As populações de *S. angustissima* e de *A. anthelmia* encontram-se em fases de dinâmica transiente. Porém, não estão muito distantes de entrar em fase de dinâmica assintótica, já que os modelos determinísticos estimam que, caso as condições ambientais se mantenham constantes, isso deva ocorrer em períodos menores do que as expectativas de vida de suas plantas. Entretanto, não há garantias de que estas populações assumirão dinâmicas assintóticas, já que estão sujeitas à variabilidade das condições ambientais que, em última instância, podem perturbar suas dinâmicas a ponto de impedir que estas evoluam para fases assintóticas.

Ambas as populações são susceptíveis a fatores estocásticos, sendo *S. angustissima* mais sensível à estocasticidade ambiental e *A. anthelmia* mais sensível à estocasticidade demográfica. Considerando que *A. anthelmia* foi classificada como uma espécie mais competitiva do que *S. angustissima*, era mesmo esperado que se mostrasse mais resistente às variações ambientais. Por outro lado, sua densidade menor tornou-a mais susceptível do que *S. angustissima* à estocasticidade demográfica.

O risco de extinção local de *S. angustissima* é mínimo e, a curto prazo, pode inclusive ser considerado desprezível. De qualquer forma, a estratégia de controle do ataque de lianas sobre pré-reprodutivos e reprodutivos seria suficiente para garantir a persistência de sua população. Isso, se não houver alterações nas características e na dinâmica do meio ambiente.

Já o risco de extinção local de *A. anthelmia* é bem maior e, a longo prazo, a persistência de sua população é improvável. Neste caso, apenas o controle do ataque de lianas

sobre pré-reprodutivos e reprodutivos não é suficiente para reverter tal tendência. Os modelos mostram ser necessário ainda um incremento na taxa de crescimento de infantes. O problema, no caso, está em como conseguir este incremento. Todas as estratégias de manejo potencialmente efetivas nesse sentido; o controle de lianas, a remoção prévia de galhos e árvores mortas dos arredores destes infantes, ou o controle da infestação por insetos formadores de galhas, são de difícil implementação. De qualquer forma, independentemente dessas dificuldades, a dinâmica de infantes parece ser a chave para a persistência da população de *A. anthelmia* na RFMG e, se não sofrer alteração com melhora em sua taxa de crescimento, ou não ocorrerem compensações através de mudanças nas dinâmicas de plantas em outras etapas do ciclo de vida, a população, como um todo, estará condenada à extinção.

A classificação da vegetação, nas áreas onde as populações foram amostradas, como secundária tardia, sugere que a mesma pode ainda evoluir para um estágio clímax, o que implicaria, entre outras coisas, em uma maior compactação de seu dossel (Brown & Lugo 1990). Essa maior compactação de dossel tenderia a influenciar negativamente a dinâmica de *S. angustissima* e positivamente a dinâmica de *A. anthelmia*, dadas as relações que suas populações mostraram ter com os diferentes níveis de compactação do dossel das áreas onde foram estudadas. Entretanto, mesmo que a vegetação nessas áreas evolua para um estágio clímax, não é certo que sua estrutura se altere significativamente. Segundo Brown & Lugo (1990), em florestas tropicais secundárias, parâmetros estruturais como área basal e volume – e, portanto, a cobertura – podem ser similares aos da vegetação em estágio clímax décadas e até séculos antes que a vegetação atinja este estágio. Enfim, eventuais mudanças de estrutura na vegetação onde as populações foram estudadas podem ser irrelevantes para as dinâmicas de *A. anthelmia* e de *S. angustissima*. Uma boa maneira de verificar essas hipóteses seria estudar essas populações especificamente nas áreas da RFMG classificadas como clímax, e comparar os resultados obtidos com o que foi observado neste trabalho.

Referências Bibliográficas

- AGUILAR, J. B. V. 1998. A comunidade de Abelhas (Hymenoptera: Apoidea) da reserva florestal de Morro Grande, Cotia, São Paulo. Tese de doutorado. Instituto de Biociências – USP. São Paulo, SP. 85p.
- ALVARES-BUYLLA, E. R.; GARCIA-BARRIOS, R. LARA-MORENO, C.; MARTINEZ-RAMOS, M. 1996. Demographic and genetic models in conservation biology: Applications and Perspectives for Tropical Rain Forest Tree Species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 387-421.
- ALVARES-BUYLLA, E. R. 1994. Density dependence and patch dynamics in Tropical Rain Forest: matrix models and applications to a tree species. *The American Naturalist* 143: 155-191.
- ANTONOVICS, J.; LEVIN, D. A. 1980. The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 411-452.
- ARAGAKI, S.; MANTOVANI, W. 1998. Caracterização do clima e da vegetação de remanescente florestal no planalto paulistano (SP). In Simpósio de Ecossistemas Brasileiros. 4., Águas de Lindóia. 1998. Anais. São Paulo, Academia de ciências do Estado de São Paulo. Publicação ACIESP 104: 25-36
- ARMELIN, R. S.; MANTOVANI, W. 2001. Definições de clareira natural e suas implicações no estudo da dinâmica sucessional em florestas. *Rodriguésia* 52: 5-15.
- BAROT, S.; GIGNOUX, J.; MENAUT, J-C. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80: 1987-2005.
- BATSCHLET, E. 1981. Circular Statistics in Biology. Academic press. London, UK. 371p.
- BATSCHLET, E. 1978. Introdução à matemática para biocientistas. EDUSP, 596p.
- BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWNSEND, C. R. 1996. Ecology: individuals, populations and communities. 3rd ed. Blacwell Sciences, UK. 1068p.
- BENDEL, R. B.; HIGGINS, S. S.; TEBERG, J. E.; PYKE, D. A. 1989. Comparisons of skewness coefficient, coefficient of variation and Gini coefficient as inequality measures within populations. *Oecologia* 78: 394-400.
- BERRYMAN, A. A; TURCHIN, P. 2001. Identifying the density-dependent structure underlying ecological time series. *Oikos* 92: 265-270.

- BERRYMAN, A. A.; ARCE, M. L.; HAWKINGS, B. A. 2002. Population regulation, emergent properties, and a requiem for density dependence. *Oikos* 99: 600-606.
- BIERZYCHUDEK, P. 1982. The demography of Jack-in-the-Pulpit, a forest perennial that changes sex. *Ecological Monographs* 52: 335-351.
- BLUNDELL, G. B.; PEART, D. R. 2004. Density-dependent population dynamics of a dominant rain forest canopy tree. *Ecology* 85: 704-715.
- BOLKER, B. M.; PACALA, S. W. 1999. Spatial Moment Equations, for Plant Competition: Understanding Spatial Patterns and the Advantages of Short Dispersal. *The American Naturalist* 153: 575-602.
- BOLKER, B. M.; PACALA, S. W. 1997. Using Moment Equations to Understand Stochastically Driven Spatial Pattern Formation in Ecological Systems. *Theoretical Population Biology* 52: 179-197
- BOYCE, M. S. 1992. Population viability analysis. *Annual Reviews Ecology and Systematics* 23: 481-506.
- BROKAW, N. V. L. 1989. Species composition in gaps and structure of a tropical forest. *Ecology* 70: 538-541.
- BROWN, S.; LUGO, A. E. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- BUNYAVEJCHEWIN, S.; LaFRANKIE, J. V.; BAKER, P. J.; KANZAKI, M.; ASHTON, P. S.; YAMAKURA, T. 2003. Spatial distribution patterns of the dominant canopy dipterocarp species in a seasonal dry evergreen forest in western Thailand. *Forest Ecology and Management* 175: 87-101.
- BURNHAM, K. P.; ANDERSON, D. R. 1998. Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach. Springer-Verlag, New York.
- CASWELL, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis and interpretation. 2nd ed. Sunderland, Massachusetts, Sinauer Assoc. Inc. 328 p.
- CASWELL, H. 1982. Stable population structure and reproductive value for populations with complex life cycles. *Ecology* 63: 1223-1231.
- CONDIT, R.; HUBBELL, S. P.; FOSTER, R. B. 1994. Density Dependence in two Understorey Tree Species in a Neotropical Forest. *Ecology* 75: 671-680.
- CRAWLEY, M. J. 1989. Plant Ecology. Blackwell, Oxford. 496p.
- CUSTÓDIO FILHO, A.; MANTOVANI, W. 1986. Flora Fanerogâmica da Reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga – Leguminosae. *Hoehnea* 13: 113-140.
- DALE, M. R. T. 2002. Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology - Cambridge Studies in Ecology. Cambridge University Press, UK. 326p.

- de BLOIS, S.; DOMON, G.; BOUCHARD, A. 2001. Environmental, historical, and contextual determinants of vegetation cover: a landscape perspective. *Landscape ecology* 16: 421-436.
- de KROON, H. de; GROENENDAEL, J. van; EHRLÉN, J. 2000. Elasticities: A review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607-618.
- DELOUCHE, J. C.; STILL, T. W.; RASPET, M.; LIENHARD, M. 1976. O teste de tetrazólio para viabilidade da semente. AGIPLAN, Brasília. 103p.
- DENNIS, B.; TAPER, M. L. 1994. Density dependence in time series observations of natural populations: Estimation and testing. *Ecological Monographs* 64: 205-224.
- DENSLOW, J. S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia* 46: 18-21.
- DENSLOW, J. S.; HARTSHORN, G. S. 1994. Tree-fall Gap Environments and Forest Dynamic Process. In: L. A. McDade; K. S. Bawa; H. A. Hespeneide; G. S. Hartshorn (eds.). LA SELVA - Ecology and Natural History of a Neotropical Rain Forest. The University of Chicago Press, Chicago, U.S.A. p120-128
- DIGGLE, P. J. 2003. Statistical analysis of spatial point patterns. 2nd ed. Arnold, London. 159p.
- ENRIGHT, N. J.; FRANCO, M.; SILVERTOWN, J. 1995. Comparing plant life histories using elasticity analysis: the importance of life span and the number of life-cycle stages. *Oecologia* 104: 79-84.
- ENRIGHT, N. J.; WATSON, A. D. 1991. A matrix population model analysis for the tropical tree, *Araucaria cunninghamii*. *Australian Journal of Ecology* 16: 507-520.
- FELFILI, J. M. 1995. Growth, recruitment and mortality in the Gama gallery forest alongside the Gama stream in Brasília, DF, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 17: 1-12.
- FISCH, S. T. V. 1999. Dinâmica de *Euterpe edulis* Mart. Na Floresta Ombrófila Densa Atlântica em Pindamonhangaba – SP. Tese de doutorado. Instituto de Biociências – USP, São Paulo, SP. 126p.
- FOSTER, D. R.; MOTZKIN, G.; SLATER, B. 1998. Land use history as long-term broad scale disturbance – regional Forest dynamics in central New England. *Ecosystems* 1: 96-119.
- FOX, G. A.; GUREVITCH, J. 2000. Population numbers count: Tools for near-term demographic analysis. *The American Naturalist* 156: 242-256
- FRAZER, G. W.; RICHARD, A. F.; TROFYMOW, J. A.; RONALD, J. H. 2001. A comparison of digital and film fisheye photography for analysis of forest canopy structure and gap light transmission. *Agricultural and forest meteorology* 109: 249-263.
- FRÉVILLE, H.; COLAS, B.; RIBA, M.; CASWELL, H.; MIGNOT, A.; IMBERT, E.; OLIVIERI, I. 2004.

- Spatial and temporal demographic variability in the endemic plant species *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Ecology* 85: 694-703.
- FULLER, T. L.; FOSTER, D. R.; MCLACHLAN, T. S.; DRAKE, N. 1998. Impact of human activity on regional forest composition and dynamics in central New England. *Ecosystems* 1: 76-95.
- GILLMAN, L. N., OGDEN, J. 2003. Seedling mortality and damage due to non-trophic animal interactions in a northern New Zealand forest. *Austral Ecology* 28: 48-52.
- GIVNISH, T. J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92
- GOMEZ-POMPA, A.; BURLEY, F. W. 1990. The management of natural tropical forests. In: Gomez-Pompa, A.; Whitmore, T. C.; Hadley, M. (eds). *Rain Forest Regeneration and Management*. Paris, UNESCO. 457 p.
- GRIME, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111: 1169-1194.
- HARPER, J. L. 1977. *Population Biology of plants*. Academic press, London. 892p.
- HARPER, J. L.; WHITE, J. 1974. The demography of plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 419-463.
- HASTINGS, A. 2001. Transient dynamics and persistence of ecological systems. *Ecology Letters* 4: 215-220.
- HENRY, H. A. L.; AARSSSEN, L. W. 1997. On the relationship between shade tolerance and shade avoidance strategies in woodland plants. *Oikos* 80: 575-582.
- HIGGINS, S. I.; PICKETT, S. T. A.; BOND, W. J. 2000. Predicting extinction risks for plants: environmental stochasticity can save declining populations. *Tree* 15: 516-520.
- HIXON, M. A.; PACALA, S. W.; SANDIN, S. A. 2002. Population Regulation: historical context and contemporary challenges of open vs. closed systems. *Ecology* 83: 1490-1508.
- HOEHNE, F. C.; KUHLMANN, M.; HANDRO, O. 1941. *O jardim botânico de São Paulo*. Depto de Botânica da Secretaria da Agricultura, Indústria e Comércio de São Paulo. São Paulo. 656 p.
- HOLL, K. D.; LULOW, M. E. 1997. Effects of Species, Habitat, and Distance from Edge on Post-dispersal Seed Predation in a Tropical Rainforest. *Biotropica* 29: 459-468.
- HORVITZ, C. C.; SCHEMSKE, D. W. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: Projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155-192.
- HUECK, K. 1972. *As florestas da América do Sul: ecologia, composição e importância*

- econômica. Polígono ed, São Paulo, Brasil.
- JONES, E. W. 1956. Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okumo Forest Reserve, Part II, The reproduction and history of the forest. *Journal of Ecology* 44: 83-117.
- KENDALL, B. E. 1998. Estimating the magnitude of environment stochasticity in survivorship data. *Ecological Applications* 8: 184-193.
- KÖPPEN, W. 1948. Climatología: Con un Estudio de los Climas de la Tierra. Fondo de Cultura Económica-Pánico, México.
- KORNIG, J.; BALSLEV, H. 1994. Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology* 10: 151-166.
- LANDE, R. 1993. Risk of population extinction from demographic and environmental stochasticity and random catastrophes. *The American Naturalist* 142: 911- 927.
- LASKA, G. 2001. Disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. *Plant ecology* 157: 77-99.
- LEFKOVITCH, L. P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-18.
- LEVIN, S.A.; MULLER-LANDAU, H. C.; NATHAN, R.; CHAVE, J. 2003. The Ecology and Evolution of Seed Dispersal: A Theoretic Perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 575-604.
- LESLIE, P. H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212.
- LIEBHOLD, A. M.; GUREVITCH, J. 2002. Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography* 25: 553-557.
- LIN, J.; HARCOTBE, P. A.; FULTON M. R.; HALL, R. W. 2002. Sapling growth and survivorship as a function of light in a mesic forest of southeast Texas, USA. *Oecologia* 133: 428-435.
- LORENZI, H. 1998. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. 2ª ed; volume 1. Plantarum ed. Nova Odessa, SP. 352 p.
- MACARTHUR, R. H.; WILSON, E. O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton Univ. Press. N. J. 203p.
- MANLY, B. F. J. 2001. Randomization, bootstrap and monte carlo methods in biology, 2nd ed. Chapman and Hall, USA.
- MANOKARAN, N.; KOCHUMMEN, K. M. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland dipterocarp Forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3:

315-330.

- MANTOVANI, W. 1993. Estrutura e dinâmica da Floresta Atlântica na Juréia, Iguape – SP. Tese de Livre Docência. Instituto de Biociências – USP. São Paulo. 126p.
- MENGES, E. S. 2000. Population variability analyses in plants: challenges and opportunities. *Tree 15*: 51-56.
- METZGER, J. P.; ALVEZ, L. F.; CATHARINO, E. L. M.; GOULART, W.; SIMÕES, S. J. C. Uma área de relevante interesse biológico, porém pouco conhecida: a Reserva Florestal do Morro Grande. *Biota Neotropica*
- MICHOD, R. E.; ANDERSON, W. W. 1980. On calculating demographic parameters from age frequency data. *Ecology 61*: 265-269.
- MOLONEY, K. A. 1986. A generalized algorithm for determining category size. *Oecologia 69*: 176-180.
- MORELLATO, L. P. C.; TALORA, D. C.; TAKAHASI, A.; BENCKE, C. C.; ROMERA, E. C.; ZIPPARRO, V. B. 2000. Phenology of Atlantic Rain Forest Trees: A Comparative Study. *Biotropica 32*: 811-823.
- MORRIS, W. F.; DOAK, D. F. 2004. Buffering of Life Histories against Environmental Stochasticity: Accounting for Spurious Correlation between the Variabilities of Vital Rates and Their Contributions to fitness. *The American Naturalist 163*: 579-590.
- MUELLER-DOMBOIS, D. ELLENBERG, H. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. New York, Willey and Sons, 517p.
- MURDOCH, W. W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology 75*: 271-287.
- MYERS, N.; MITTERMEIER, R. A.; MITTERMEIER, C. G.; FONSECA, G. A. B.; KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature 403*: 853-858.
- NADOLNY, C. 1999. Recruitment and survival of *Argyrodendron actinophyllum* seedlings in an Australian rainforest. *Australian Journal of Ecology 24*: 258-269
- NATHAN, R.; MULLER-LANDAU, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Tree 15*: 278-285.
- NIMER, E. 1989. Climatologia do Brasil, 2nd ed. IBGE, Brasil.
- OUBORG, N. J.; PIQUOT, Y.; VAN GROENENDAEL, J. M. 1999. Populations genetics, molecular markers and the study of dispersal in plants. *Journal of Ecology 87*: 555-568.
- PÉLLISSIER, R. 1998. Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern Indian tropical moist evergreen forest. *Journal of Tropical Ecology 14*: 1-16.
- PERRY, J. N.; LIEBHOLD, M. S.; ROSEMBERG, J.; DUNGAN, J.; MIRITI, M.; JAKOMULSK, A. A.; CITRON-POUSTY, S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for

- quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography* 25: 578-600.
- PETERS, H. A. 2003. Neighbor-regulated mortality: the influence of positive and negative density dependence on tree populations in species-rich tropical forests. *Ecology Letters* 6: 757-765.
- PFISTER, C. A.; STEVENS, F. R. 2003. Individual variation and environmental stochasticity: implications for matrix models predictions. *Ecology* 84: 496-510.
- PIANKA, E. R. 1970. On *r*- and *K*- selection. *The American Naturalist* 104: 592-597.
- PIÑERO, D.; MARTÍNEZ-RAMOS, M.; SARUKHÁN, J. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-991.
- POLLARD, E.; LAKHANI, K. H.; ROTHERY, P. 1987. The detection of density-dependence from a series of annual censuses. *Ecology* 68: 2046-2055.
- PRIESTLEY, M. B. 1981. Spectral analysis and time series. Academic press. 890p.
- PRIMACK R. B.; ASHTON, P. S.; CHAI, P.; LEE, H. S. 1985. Growth rates and population structure of Moraceae tree in primary and logged forests in Sarawak, East Malasya. *Ecology* 66: 577-588.
- PRIMACK, R. B.; LEE, H. S. 1991. Population dynamics of pioneer (*Macaranga*) trees and understorey (*Mallotus*) trees (*Euphorbiaceae*) in primary and selectively logged Bornean rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 7: 469-458.
- REED, J. M.; MILLS, L. S.; DUNNING JR, J. B.; MENGES, E. S.; McKELVEY, K. S.; FRYE, R.; BEISSINGER, S. R.; ANSTETT, M-C.; MILLER, P. 2002. Emerging issues in population viability analysis. *Conservation Biology* 16: 7-19.
- REICH, P. B. 1995. Phenomenology of tropical forests: patterns, causes, and consequences. *Canadian Journal of Botany* 73: 164-174.
- RICHARDS, P. W. 1996. THE TROPICAL RAIN FOREST: an ecological study. 2nd ed. Cambridge University press. UK. 575p.
- RIPLEY, B. D. 1977. Modeling Spatial Patterns. *Journal of the Royal Statistical Society B* 39: 172-212.
- SABESP. 1997. Programa de Conservação do Sistema Cotia. Relatório Conclusivo (tomo 3): Avaliação Ambiental. São Paulo. SABESP/Fundação Brasileira para o Desenvolvimento Sustentável.
- SCHWINNING, S.; WEINER, J. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113: 447-455.
- SHUMWAY, R. H.; STOFER, D. S. 2001. Time Series Analysis and Its Applications. Springer-

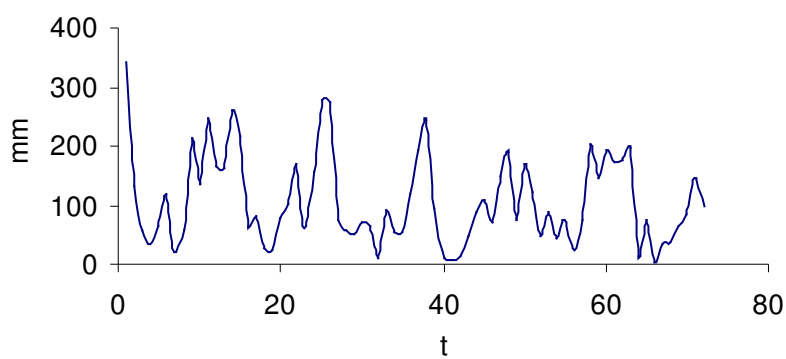
- Verlag, New York. 549p.
- SHUPP, E. W. 1988. Factors affecting post-dispersal seed survival in a tropical forest. *Oecologia* 76: 525-530.
- SILVA, J. F.; RAVENTOS, J.; CASWELL, H.; TREVISAN, M. C. 1991. Population responses to fire in a tropical savanna grass, *Andropogon semiberbis*: a matrix model approach. *Journal of ecology* 79: 345-356.
- SILVERTOWN, J.; FRANCO, M.; MENGES, E. 1996. Interpretation of elasticity matrix as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* 10: 591-597.
- SILVERTOWN, J.; FRANCO, M.; PISANTY, I.; MENDOZA, A. 1993. Comparative plant demography – relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- SILVERTOWN, J. W. 1987. Introduction to Plant Population Ecology. 2nd ed: Longman, UK. 229p.
- SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. 1995. Biometry. 3th ed. W. H. Freeman, New York, USA.
- STOLL, P.; BERGIUS, E. 2005. Patterns and process: competition causes regular spacing of individuals within plant populations. *Journal of Ecology* 93: 395-403.
- STOLL, P.; WEINER, J.; MUELLER-LANDAU, H.; MÜLLER, E.; HARA, T. 2002. Size symmetry of competition alters biomass-density relationships. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 2191-2195.
- STOYAN, D.; PENTTINEN, A. 2000. Recent Applications of Point Process Methods in Forestry Statistics. *Statistical Science* 15: 61-78
- STOYAN, D.; STOYAN, H. 1994. Fractals, Random Shapes and Point Fields. Wiley, Chichester.
- SWAINE, M. D.; HALL, J. B.; ALEXANDER, I. J. 1987a. Tree population dynamics at Kade, Ghana (1968-1982). *Journal of Tropical Ecology* 3: 331-345.
- SWAINE, M. D.; LIEBERMAN, D.; PUTZ, F. E. 1987b. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology* 3: 359-366.
- TABARELLI, M.; MANTOVANI, W. 1996. Remoção de sementes de *Bertholletia excelsa* (Lecythidaceae) por animais em uma floresta de terra firme na amazônia central, Brasil. *Revista Brasileira de Biologia* 56: 775-760.
- TAYLOR, D. M.; HAMILTON, A. C.; WHYATT, J. D.; MUCUNGUZI, P.; BUKENYA-ZIRABA, R. 1996. Stand dynamics in Mpanga Research Forest Reserve, Uganda, 1968-1993. *Journal of Tropical Ecology* 12: 583-897.
- THIOULOUSE, J.; CHESSEL, D.; DOLEDÉC, S.; OLIVIER, J.-M.; GOREAUD, F.; PÉLISSIER, R. 2001.

- ADE-4 - Ecological Data Analysis: Exploratory and Euclidean Methods in Environmental Sciences.
- TRICHON, V.; WALTER, J. M. N.; LAUMONIER, Y. 1998. Identifying special patterns in tropical rain forest structure using hemispherical photographs. *Plant Ecology* 137: 227-244.
- TULJAPURKAR, S.; HORVITZ, C. C.; PASCARELLA, J. B. 2003. The many growth rates and elasticities of populations in random environments. *The American Naturalist* 162: 489-502.
- VANDERMEER, J. 1978. Choosing category size in a stage projection matrix. *Oecologia* 32: 79-84.
- WEBB, C. O.; PEART, D. R. 1999. Seedling density dependence promotes coexistence of Bornean rain forest trees. *Ecology* 80: 2006-2017.
- WEINER, J.; STOLL, P.; MUELLER-LANDAU, H.; JASENTULIYANA, A. 2001. The Effects of Density, Spatial Pattern and Competitive Symmetry on Size Variation in Simulated Plant Populations. *The American Naturalist* 158: 438-450.
- WENNY, D. G. 2000. Seed dispersal, seed predation, and seedling recruitment of a neotropical montane tree. *Ecological Monographs* 70: 331-351.
- WERNER, P. A.; CASWELL, H. 1977. Population growth rates and age versus stage distribution models for teasel (*Dipsacus silvestris* Huds.). *Ecology* 58: 1103-1111.
- WHELAN, C. J.; WILLSON, M. F.; TUMA, C. A.; SOUZA-PINTO, I. 1991. Spatial and temporal patterns of postdispersal seed predation, *Canadian Journal of Botany* 69: 428-436.
- WHITMORE, T. C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70: 536-538.
- WIRTH, R.; WEBER, B.; RYEL, R. J. 2001. Spatial and temporal variability of canopy structure in a tropical moist forest. *Acta Oecologica* 22: 235-244.
- WRIGHT, S. J.; MUELLER-LANDAU, H. C.; CONDIT, R.; HUBBELL, S. 2003. Gap-dependent recruitment, realized vital rates, and size distributions of tropical trees. *Ecology* 84: 3174-3185.
- YOKOZAWA, M.; KUBOTA, Y.; HARA, T. 1998. Effects of competition mode on spatial pattern dynamics in plant communities. *Ecological Modelling* 106: 1-16.
- ZAR, J. H. 1999. Biostatistical Analysis. 4th ed. Prentice-Hall, Inc. USA. 663p.

Anexo

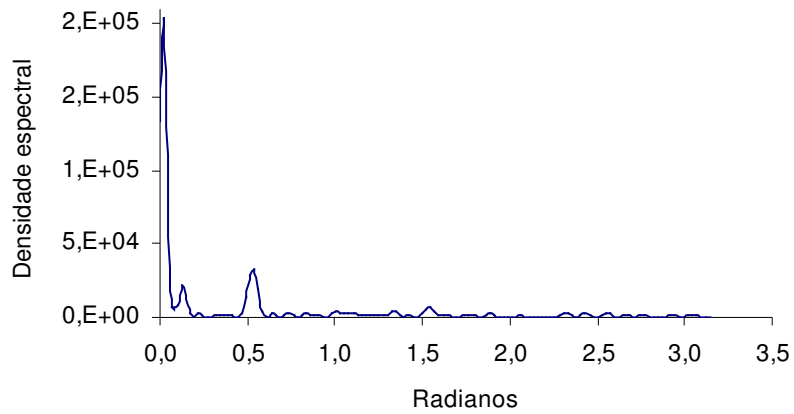
DETALHES DA ANÁLISE ESPECTRAL DE UMA SÉRIE DE PLUVIOSIDADE NA RFMG.

A série bruta compreende os totais mensais de precipitação entre 1997 e 2002.



Série bruta (t = meses)

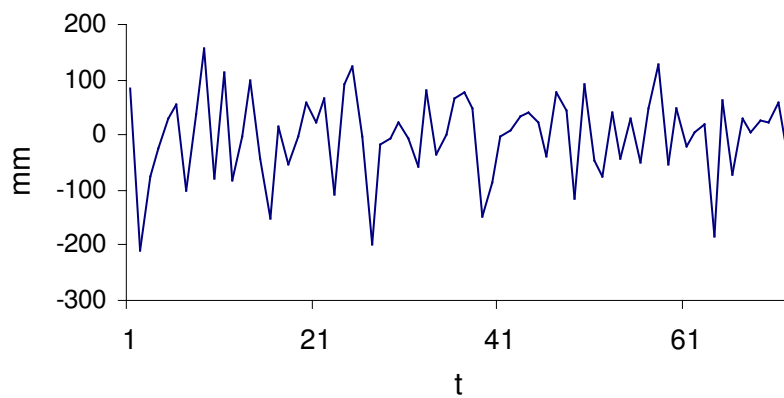
O espectro da série bruta mostra dois picos, um a 0rad e outro próximo a 0,51rad. A presença de sazonalidade está caracterizada pelo pico a 0,51rad, que corresponde a uma frequência aproximada de 12 meses.



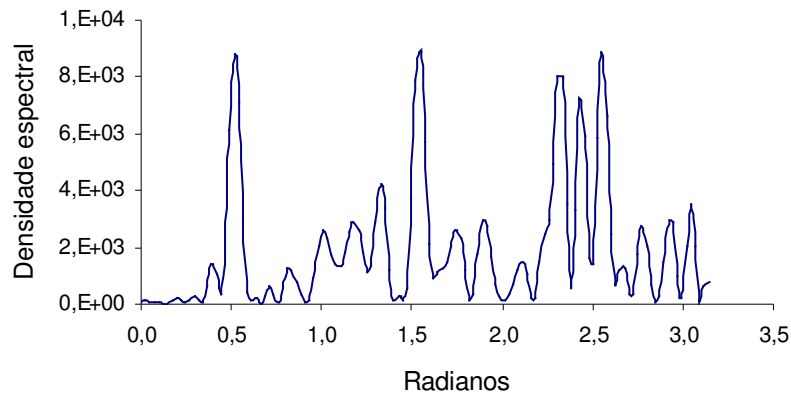
Espectro da série bruta.

A série foi então filtrada para eliminar o componente de baixa frequência, pois o teste de significância só se aplica ao maior pico da série.

Para eliminar o sinal de baixa frequência foi utilizado o filtro high-pass do tipo diferença de ordem 1.

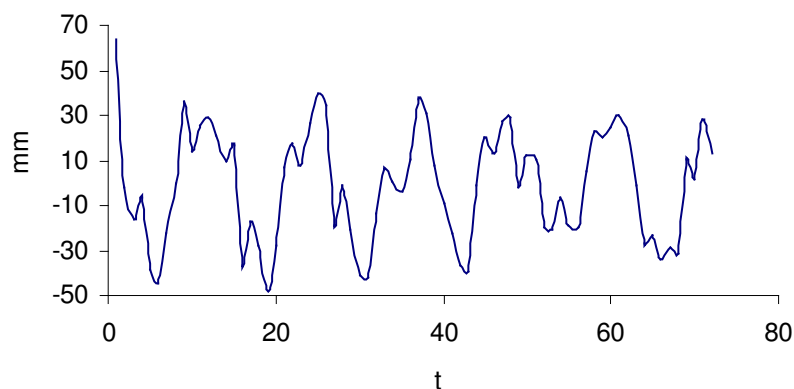


Série filtrada com o filtro high-pass



Espectro da série filtrada com o filtro high-pass

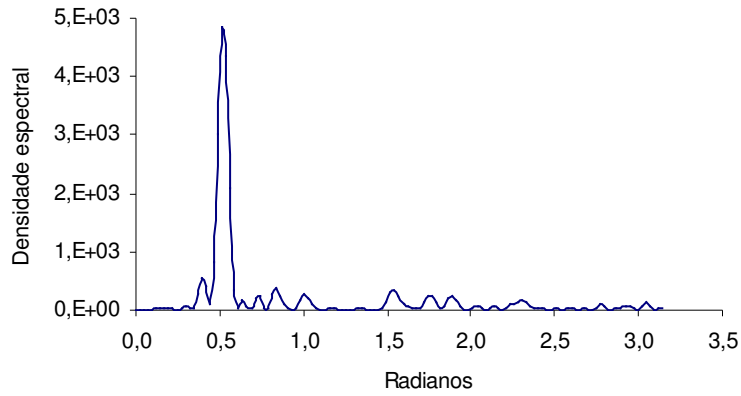
Para eliminar as distorções introduzidas pelo filtro high-pass foi necessária uma segunda filtragem, para a qual foi utilizado um filtro low-pass do tipo médias móveis de ordem 5.



Série filtrada após passagem do filtro low-pass

A série filtrada não apresenta tendência (regressão: $F = 0,0029$, $p = 0,957$), ou seja, tem sua média constante frente a translações no tempo.

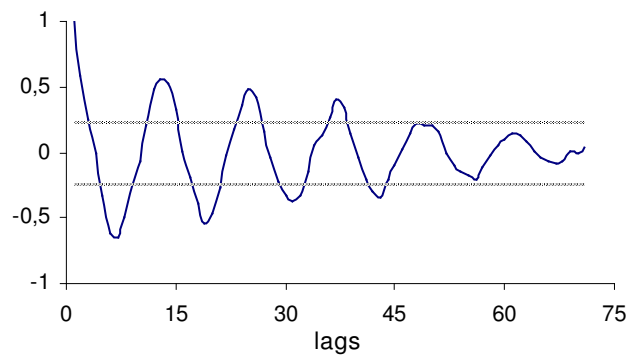
Após as filtrações e o conseqüente isolamento do componente sazonal da série, pôde ser feito o teste de significância deste pico.



Espectro da série filtrada após passagem do filtro low-pass

Significância do pico em 0,5rad de espectro da série filtrada: Fisher's $g = 0,2326$, $p < 0,01$.

A função de autocovariância da série filtrada mostrou-se finita.



Função de autocovariância da série filtrada. As linhas pontilhadas correspondem a um envelope de confiança de $\pm 2\delta$.

Como a série filtrada não apresenta tendência e sua função de autocovariância é finita, conclui-se que esta série é estacionária, o que valida o resultado do teste G de Fisher.

Para maiores detalhes sobre análise espectral de séries temporais ver Priestley (1981).