

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA

**ECOLOGIA DE POPULAÇÕES DE LYTOCARYUM HOEHNEI
(BURRET) TOLEDO (ARECACEAE) NA RESERVA FLORESTAL
DO MORRO GRANDE, COTIA, SP**

Daniela Kolhy Ferraz

Orientador: Prof. Dr. Flavio A. M. dos Santos

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual de
Campinas para a obtenção do título de
Doutor em Biologia Vegetal

2004

Data da defesa: 05/08/2004.

Banca Examinadora:

Dr. Flavio Antonio Maës dos Santos _____

Dr. João L. F. Batista _____

Dra. Silvana Buzato _____

Dra. Adriana M. Z. Martini _____

Dr. Pedro L. R. de Moraes _____

Dr. George John Shepherd _____

Dr. Fernando Roberto Martins _____

“Valeu a pena?”

Tudo vale a pena se a alma não é pequena.

Quem quer passar além do Bojador tem que passar além da dor.

Deus, ao mar o perigo e o abismo deu,

Mas foi nele que espelhou o céu.”

Fernando Pessoa

AGRADECIMENTOS

Muitas pessoas colaboraram para a realização deste trabalho, em várias das suas etapas. Peço desculpas antecipadas pelas possíveis omissões nestes agradecimentos.

Sou muito grata:

Ao CNPq e a FAPESP pela bolsa de estudo e ao Ideawild pelo financiamento dos materiais de campo.

Ao Flavio, pela orientação paciente e principalmente pelo apoio e compreensão nos momentos mais delicados desse percurso.

Ao Jean, pela oportunidade de participar do projeto temático, pelo apoio e paciência desde o início do trabalho.

Ao Catharino por me apresentar a palmeira e pelo incentivo durante o trabalho.

Ao Nali por todo o enorme apoio ao desenvolvimento do projeto e pela sua dedicação exemplar para a conservação da Reserva Florestal do Morro Grande.

Ao sr. Francisco pela dedicação e pelo empenho na busca das áreas para o estudo.

Aos funcionários do laboratório, da manutenção, dos filtros da ETA Alto Cotia/ SABESP que sempre foram tão prestativos durante a estada no alojamento e o trabalho de campo.

A Polícia Florestal de Itapeverica da Serra que cedeu seus funcionários para me conduzirem pelo perímetro da reserva na busca das áreas de ocorrência da palmeira.

Aos colegas do projeto Biota/ Caucaia pelo tempo e espaço compartilhados no alojamento e no laboratório.

A todos (muitos!) que ajudaram a confeccionar as mais de 4.000 marcações para as plantas.

A legião de pessoas que me ajudaram no trabalho de campo, pela dedicação e compromisso com que trabalharam: Henrique, Emerson, Cássia, Ricardo, Katîê, Andressa, Marcelo Guidi, Flávia, Luís, Ana Paula (Biologia), Ana Paula (Geografia), Júlio, PC, Maurício, Renato, Ana Alice, Lelo, Cesar, Kéko, Alan, Eliezer, Diego, Emerson, Maissá, Natasha, Ana Terra, Lugar, Marcelo, Carolina, Nina, Sandra, Bruno, Xaninha, sr. Francisco, Cris, Jorge, Domenica, Fernanda.

Ao Henrique (“fiel escudeiro”), agradeço especialmente, porque muito mais do que ajudante, foi um grande amigo e companheiro durante o trabalho de campo.

Ao Gustavo Acácio, pelas fotos da palmeira.

Ao Danilo, Milton e Welington pela ajuda com mapas, imagens de satélite e a impressão de documentos.

Ao Júlio, João Batista, Robson, Luciano, Aneliza, Luciana, Flavio, Renato, Alexandre, Ricardo, Jean, Silvana, Sérgio Tadeu, Pedro, Sidney, Ana Alice pelas discussões ao longo do projeto, pelo auxílio nas análises e ajuda com os programas de computador.

Aos funcionários da UNICAMP e da USP pelo suporte às minhas atividades junto ao projeto e à pós-graduação.

A Kelle e as amigas do NIA, que foram tão importantes na época difícil da redação da tese.

A Kelle pela correção dos abstracts dos capítulos 1 e 2.

Aos novos e velhos grandes amigos: Cris, Fê, Cláudio, Taci, Eneida, Zé, Lucinha, Aroldo, Gustavo, pelo apoio, compreensão e carinho de sempre.

Ao Zé Artur, agradeço especialmente, por me proporcionar um lugar de paz pra redigir a tese.

A Jô, minha irmã de coração, pela presença em todos os momentos importantes da minha vida, pela amizade, cumplicidade, carinho, etc, etc...

Ao Júlio, pelo tempo compartilhado, por todos os incentivos, pelo amor de sempre.

A toda a minha família, em especial minha mãe e meu pai, por proporcionarem os meios e os exemplos de força e determinação na busca da realização dos meus sonhos.

SUMÁRIO

Resumo	1
Abstract	2
Introdução Geral	3
Espécie de Estudo	5
Área de Estudo	6
Literatura Citada	8
Capítulo 1 – Ontogenia de <i>Lytocaryum hoehnei</i> (Burret) Toledo (Arecaceae)	10
Resumo	10
Abstract	10
Introdução	11
Metodologia	13
Caracterização dos estádios ontogenéticos	13
Variação nos traços morfológicos	13
Variabilidade interna dos estádios	14
Variação nas taxas de crescimento	15
Influência da variação morfométrica nos eventos dinâmicos	15
Resultados	15
Caracterização dos estádios	15
Variação nos traços morfológicos	17
Variabilidade interna dos estádios	20
Variação nas taxas de crescimento	23
Influência da variação morfométrica nos eventos dinâmicos	25
Discussão	30
Caracterização dos estádios	30
Variação nos traços morfológicos	31
Variação nas taxas de crescimento	33
Influência da variação morfométrica na sobrevivência e no recrutamento	34
Literatura Citada	35
Capítulo 2 – Luz e a variação morfológica de <i>Lytocaryum hoehnei</i> na Reserva Florestal do Morro Grande	37
Resumo	37
Abstract	37
Introdução	38
Metodologia	40
Resultados	41
Discussão	51
Literatura Citada	55

Capítulo 3 – Distribuição de <i>Lytocaryum hoehnei</i> na Reserva Florestal do Morro Grande em diferentes escalas: densidade e heterogeneidade ambiental	57
Resumo	57
Abstract	57
Introdução	58
Metodologia	59
Densidade de <i>L. hoehnei</i>	60
Caracterização ambiental	60
Análise dos dados	62
a) Microescala	62
b) Escala local e mesoescala	65
Resultados	65
Microescala	65
a) Densidade de <i>L. hoehnei</i>	65
b) Caracterização ambiental	73
c) Relação entre a densidade de <i>L. hoehnei</i> e o ambiente	77
Escala local e mesoescala	78
Discussão	81
a) Densidade de <i>L. hoehnei</i>	82
b) Relação entre a densidade de <i>L. hoehnei</i> e o ambiente	84
Literatura Citada	88
Capítulo 4 – Estrutura e dinâmica populacional de <i>Lytocaryum hoehnei</i> na Reserva Florestal do Morro Grande	91
Resumo	91
Abstract	91
Introdução	91
Metodologia	93
Resultados	96
Discussão	107
Estrutura e demografia de <i>L. hoehnei</i>	107
Conservação de <i>L. hoehnei</i>	110
Literatura Citada	113
Considerações Finais	115
Conservação	116
Literatura Citada	117
Epígrafe	118

RESUMO

O presente estudo investigou aspectos da história natural e da ecologia da palmeira *Lytocaryum hoehnei*. As plantas foram acompanhadas em três áreas de ocorrência da espécie na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP, distantes cerca de 4 km entre si, nos anos 2000, 2001 e 2002. Foram identificados quatro estádios ontogenéticos: 1) plântula: indivíduos com folhas inteiras, 2) infante: plantas com pelo menos uma folha de formato intermediário entre inteiro e pinado, 3) jovem: plantas com folhas pinadas, sem estipe visível e sem estrutura reprodutiva, 4) adulto: indivíduos com folhas pinadas, com estrutura reprodutiva e/ou estipe visível. Estes estádios corresponderam a grupos coesos de indivíduos com características semelhantes dentro dos grupos e diferentes entre os grupos. O tamanho das plantas aumentou continuamente durante a ontogenia, enquanto o tamanho e a complexidade na forma das folhas aumentou até um limite atingido nos maiores adultos. O destino das plantas no ano 2002 dependeu do tamanho das plantas no ano anterior, sendo que as plantas que morreram eram as mais baixas e as que foram recrutadas para o estágio seguinte eram as mais altas. O crescimento lento e variável entre indivíduos de mesmo estágio resultou em estimativas da idade e da duração dos estádios igualmente variáveis. As plantas que iniciaram a reprodução apresentaram aumento na taxa de produção de folhas, o que parece estar intimamente relacionado ao início e à manutenção da atividade reprodutiva. De modo geral, houve concordância entre o desenvolvimento ontogenético nas três áreas estudadas, evidenciando a existência de um caminho ontogenético predominante em *L. hoehnei*. No entanto, o tamanho das plântulas, jovens e adultos diferiu entre as três áreas de estudo. A exposição da copa das plantas à luz aumentou no decorrer da ontogenia, indicando uma diminuição na tolerância à sombra com o desenvolvimento das plantas. Não houve diferença no tamanho entre plantas de mesmo estágio expostas a diferentes níveis de luz, indicando que outros traços, mais sensíveis à luz, podem ser importantes para garantir a eficiência fotossintética das plantas em diferentes condições de luz. As mudanças ontogenéticas na morfologia das folhas, de inteiras para pinadas, devem resultar na redução dos custos de suporte com o aumento do tamanho das folhas. O aumento da complexidade na forma das folhas parece representar um ajuste contínuo, tornando-as mais eficientes no ambiente progressivamente mais iluminado. A distribuição espacial da densidade da palmeira e de algumas variáveis ambientais foi estudada na microescala, enquanto a relação entre a densidade e a heterogeneidade ambiental foi investigada também na escala local e na mesoescala. Sub-parcelas vizinhas apresentaram densidades semelhantes da palmeira, em nove parcelas, das doze analisadas. Em todas as parcelas pelo menos uma das sete variáveis ambientais estudadas apresentou distribuição não aleatória. Cinco parcelas tiveram a densidade da palmeira relacionada com a declividade, a altura do dossel e/ou a densidade de bambus. Foram observados o efeito negativo da densidade na mortalidade total de plantas e de plântulas e o efeito positivo da densidade no nascimento de plântulas, quando considerados os dados de todas as parcelas. Não foi detectada nenhuma correlação significativa entre a densidade de *L. hoehnei* e as variáveis ambientais na escala local nem na mesoescala, o que pode indicar a maior importância dos processos em microescala para regular a distribuição da palmeira na reserva. A variação espacial na estrutura e na dinâmica populacional de *L. hoehnei* foi estudada na escala local e na mesoescala, entre os anos 2001 e 2002. O número de indivíduos diminuiu no segundo ano de estudo, em todas as áreas. A estrutura de estádios manteve-se praticamente igual entre os anos, em cada área, apresentando diferenças entre as áreas. A sobrevivência das plantas foi superior a 80 %, aumentando ao logo da ontogenia. A taxa finita de crescimento populacional (λ) das populações de cada área e da reserva como um todo não diferiram de 1, indicando tendência à estabilidade no tamanho populacional e à persistência da espécie na reserva, caso as condições ambientais do período estudado permaneçam inalteradas. A sensibilidade de λ aos eventos do ciclo vital variou espacialmente. O fato de nenhuma das populações estudadas apresentar tendência significativa de aumento populacional pode indicar a necessidade de manejo para a conservação da espécie na reserva, que deve ser planejado segundo uma perspectiva metapopulacional.

ABSTRACT

The present study has investigated aspects of the natural history and ecology of palm *Lytocaryum hoehnei*. The palms were accompanied in three sites at the Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP, approximately 4 km apart from each other, during 2000, 2001, and 2002. Four ontogenetic stages were identified: 1) seedling: individuals with entire leaves, 2) infant: plants with at least one leaf of intermediate form between entire and pinnate, 3) juvenile: plants with pinnate leaves, without visible stem and without reproductive structures, 4) adult: individuals with pinnate leaves and with visible stem and/ or reproductive structures. These stages corresponded to cohesive groups of individuals that shared similar characteristics within groups and different ones among groups. The plants' size increased continually during ontogeny, while leaf size and complexity of form increased with plant size up to a limit reached by the biggest adults. The fate of plants in 2002 depended on plants' size in the preceding year: plants that died were the smallest ones and plants that were recruited to the next stage were the tallest ones. Individuals of the same ontogenetic stage presented slow and variable growth, which resulted in the variability of age and stage duration estimates. Plants which started to reproduce presented an increase in leaf production rate, which seems to be related to the beginning and the maintenance of the reproductive activity. On the whole, plants of all studied sites presented similar ontogeny, which suggests that there is a major ontogenetic pathway in *L. hoehnei*. However, the size of seedlings, juveniles and adults was different among plants from the three sites. The crown exposure increased during ontogeny, suggesting a decrease of shade tolerance with the palm development. Plants of the same stage under different lighting levels had similar size, indicating that greater photosynthesizing efficiency could be attained by controlling plant traits more sensitive to light variations. Ontogenetic shifts in leaf morphology, from entire to pinnate leaves, should result in decreasing costs for leaf support with increasing leaf size. The increase of complexity in leaf form seems to represent a continual growth and adjustment to the environment's increased lighting. The presence of spatial structure on palm density and on some environmental variables were studied in the microscale, and the relationship between palm density and environmental heterogeneity was also investigated in local and mesoscale. Neighbour sub-plots presented similar palm densities, in nine out of the twelve plots analysed. At least one out of the seven environmental variables presented spatial structure, in all plots. In five plots, palm density was related to the level of declivity, the canopy height and/ or the density of bamboos. Negative density effects on seedling mortality and positive density dependence on new seedlings were detected when analysing data from all plots. No significant correlation was found between palm density and the environmental variables neither in the local scale nor in the mesoscale, what can indicate the major importance of processes occurring in microscale in regulating the palm distribution in the reserve. The spatial variation in population structure and dynamics of *L. hoehnei* was studied in the local and the mesoscale during 2001 and 2002. The number of plants decreased in the second year of study, in all sites. The stage structure was practically the same between years, but different among sites. Survivorship was higher than 80 %, and increased with ontogeny. The finite rate of population increase (λ) did not differ from 1 in populations of all sites as well as in the reserve as a whole. These results can indicate stability in population numbers and persistence of the species in the reserve if environmental conditions remain constant. The sensitivities of λ to life cycle events varied spatially. The absence of a significant increasing population among those studied here may indicate the need of management actions in order to conserve the species in the reserve, what must be planned according to a metapopulation perspective.

INTRODUÇÃO GERAL

A maioria das espécies de palmeiras ocorre na região tropical, 75% das quais restringem-se aos ecossistemas florestais (Uhl & Dransfield 1987). Segundo Smith *et al.* (1993), cerca de 33 % das espécies de palmeiras estão ameaçadas de extinção por motivos que vão desde a exploração direta até a destruição do hábitat (Olmsted & Alvarez-Buylla 1995; Ratsirarson *et al.* 1996; Svenning 1998).

O presente estudo objetivou conhecer aspectos da história natural e da ecologia da palmeira *Lytocaryum hoehnei* na Reserva Florestal do Morro Grande. *L. hoehnei* foi considerada sob ameaça de extinção principalmente pela perda de hábitat na sua região de ocorrência (Glassman 1987). Apesar da espécie não ser explorada tradicional ou comercialmente, o intenso uso e a ocupação do solo levaram à fragmentação das florestas e à destruição de muitas de suas populações.

As diretrizes para a conservação de espécies de plantas ameaçadas ou em perigo de extinção foram revisadas por Schemske *et al.* (1994), que enfatizaram que o sucesso dos planos para a conservação dessas espécies pressupõe o conhecimento prévio da sua história natural e da dinâmica das populações. Modelos de matrizes baseados na transição entre estádios ontogenéticos (Caswell 2001) têm sido amplamente utilizados para populações vegetais (Alvarez-Buylla *et al.* 1996), mostrando-se os mais apropriados para analisar a trajetória das populações, com respeito à tendência de estabilidade, declínio ou aumento no tamanho populacional (Schemske *et al.* 1994). Por meio de análises demográficas pode-se identificar os parâmetros do ciclo vital que exercem maior influência no crescimento populacional. Os modelos de matrizes também permitem simular qual o destino das populações em resposta às perturbações, auxiliando na tomada de decisões que objetivem a conservação da espécie. No entanto, para a aplicação desses modelos é necessário o conhecimento prévio da biologia das espécies para embasar os estudos ecológicos e demográficos.

O presente estudo foi dividido em capítulos para melhor abordar e aprofundar as análises dos vários aspectos envolvidos com a biologia e a ecologia de populações de *L. hoehnei*, sendo que o primeiro capítulo tratou do desenvolvimento ontogenético da espécie. A caracterização dos estádios ontogenéticos de uma espécie pode ser realizada por meio de critérios biológicos que representam o estado de desenvolvimento dos organismos (Gatsuk *et al.* 1980). Os estádios ontogenéticos são caracterizados por um conjunto de marcadores morfológicos típicos (Zhukova & Glotov 2001), sendo que cada estágio pode ser definido pelo aparecimento de novas estruturas

ou pela perda de estruturas que estavam presentes nos estádios anteriores (Gatsuk *et al.* 1980). Variações morfológicas e morfométricas associadas à forma e ao tamanho das folhas são utilizadas na distinção dos estádios em várias espécies de palmeiras (Carvalho *et al.* 1999; Souza *et al.* 2000). Além das alterações morfológicas, as mudanças nas taxas biológicas estão associadas com o desenvolvimento em palmeiras, como por exemplo a variação na taxa de produção de folhas ao longo da ontogenia (Piñero *et al.* 1986; Sarukhán *et al.* 1984; Souza *et al.* 2003).

As alterações nos ritmos biológicos têm implicação direta na própria ontogenia, influenciando o tempo de duração dos estádios e da maturidade reprodutiva. A ocorrência de diferentes caminhos no desenvolvimento ontogenético entre populações de uma mesma espécie pode levar a alterações nos parâmetros demográficos em populações diferentes e, nesse caso, a identificação desses múltiplos caminhos de desenvolvimento e sua relação com as condições ambientais pode ser muito relevante para a conservação de espécies ameaçadas de extinção.

A heterogeneidade nas condições luminosas pode influenciar a dinâmica de populações de palmeiras de sub-bosque, à medida que exerce influência na morfometria das plantas (Martínez-Ramos *et al.* 1988; Svenning 2002). Assim, o crescimento diferencial associado à heterogeneidade no ambiente luminoso pode resultar na variação espacial na morfologia e na morfometria entre plantas de mesmo estágio localizadas em áreas com predominância de diferentes níveis de exposição à luz. Além disso, a tolerância à sombra diminui ao longo da ontogenia, à medida que os custos estruturais aumentam desproporcionalmente com o tamanho das folhas e da planta como um todo (Givnish 1982), e mesmo espécies de palmeiras bastante tolerantes à sombra podem ser limitadas pela falta de luz. As relações entre o ambiente luminoso e a morfometria de *L. hoehnei* foi estudada no segundo capítulo.

No terceiro capítulo foi analisada a variação espacial na distribuição de *L. hoehnei* e sua relação com a heterogeneidade ambiental, em diferentes escalas. A distribuição espacial das plantas pode resultar da ação de mecanismos que operam em escalas diferentes: a distribuição observada em uma escala pode emergir do comportamento coletivo de processos que agem numa escala mais detalhada, como também pode resultar de restrições de escalas mais amplas (Levin 1992). O conhecimento da distribuição espacial é o primeiro passo para o entendimento dos seus processos geradores (Liebhold & Gurevitch 2002; Perry *et al.* 2002) e envolve a investigação de possíveis fatores ambientais de influência.

Matrizes de transição resumem as condições demográficas gerais associadas a um determinado ambiente, estimando como o ambiente age sobre a população ao longo do tempo,

alterando os números e a distribuição relativa dos indivíduos de diferentes estádios (Horvitz & Schemske 1995). Nesse sentido, o quarto capítulo investigou alguns aspectos da dinâmica populacional de *L. hoehnei* e discutiu a influência de algumas alterações nas taxas demográficas. Tradicionalmente, os modelos de matrizes têm sido aplicados para populações estruturadas no tempo, incorporando o destino de indivíduos de diferentes idades, tamanhos ou estádios de desenvolvimento. A heterogeneidade ambiental e a distribuição espacial das plantas, características de cada população, podem influenciar de maneira particular os parâmetros demográficos, resultando que populações diferentes podem apresentar diferenças marcantes na taxa de crescimento populacional (Horvitz & Schemske 1995). O conhecimento das tendências demográficas das várias populações que ocorrem em uma região fornece a base para estabelecer critérios realistas para sua conservação e manejo.

Espécie de estudo

Lytocaryum hoehnei (Burret) Toledo (Arecaceae) (Figura 2a-e do Capítulo 1), vulgarmente conhecida como icá ou palmeira-prateada (Lorenzi 1996), é uma palmeira de sub-bosque de distribuição restrita aos arredores da cidade de São Paulo, SP, em florestas de topo de morro, entre 800 e 1000 m de altitude (Henderson *et al.* 1995), estendendo-se por uma área de aproximadamente 125.000 km², sendo registrada desde o Parque Estadual Intervales até a Serra do Itapeti, em Mogi das Cruzes (S. Aragaki com. pessoal; A. Marcato com. pessoal). Glassman (1987) considerou essa espécie como ameaçada de extinção devido a crescente destruição do hábitat em que ocorre. Apesar disso, os indivíduos são abundantes em algumas reservas florestais e parques nessa região (Garcia 1995). Os indivíduos adultos são caracterizados por estipes solitários que podem atingir 5 m de altura (Figura 2e do Capítulo 1), em geral levemente inclinados e cobertos pelas bainhas das folhas, que são persistentes (Henderson *et al.* 1995; Lorenzi 1996). Os segmentos foliares arranjados no mesmo plano, estão dispostos regularmente e possuem cor cinza prateada a esbranquiçada na fase abaxial (Henderson *et al.* 1995). A época de floração estende-se por um longo período durante o ano, de março a setembro, com pico em agosto (obs. pessoal). O tempo de desenvolvimento dos frutos varia de 4 a 8 meses e a época com frutos maduros estende-se de janeiro a março, com pico em fevereiro (obs. pessoal). Os frutos possuem uma semente, sendo que o epicarpo e o mesocarpo se abrem regularmente em três partes, quando maduros, expondo a semente (Henderson *et al.* 1995). Um exemplar da espécie foi depositado no herbário UEC da Universidade Estadual de Campinas sob o n^o 131.878 (D. K. Ferraz, sem número de coletor).

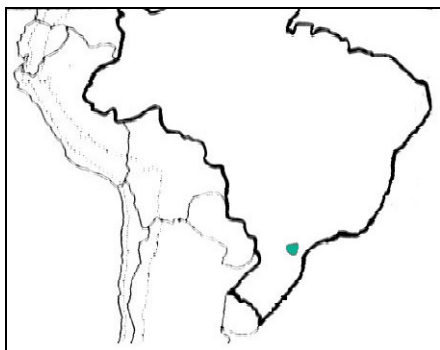
Área de estudo

A Reserva Florestal do Morro Grande, localizada entre as coordenadas 23°39'S e 23°48'S, e 46°47'W e 46°55'W, altitude média superior a 900 m, ocupa uma área aproximada de 10.700 hectares (SABESP 1997). O clima da região é do tipo Cwa (Köppen 1948), ou seja, temperado úmido. A temperatura máxima do mês mais quente atinge 27°C, enquanto a temperatura mínima do mês mais frio é aproximadamente 11°C (SABESP 1997). A precipitação média anual é de 1.400 mm, distribuída sazonalmente. A precipitação nos meses mais úmidos varia entre 200 e 260 mm, enquanto no mês mais seco é cerca de 60 mm (SABESP 1997).

A vegetação é caracterizada como floresta ombrófila densa montana (Veloso *et al.* 1991). A região é influenciada por clima transicional, resultando em uma floresta ecotonal com elementos da Floresta Atlântica e das florestas sazonalmente secas do interior do Estado (Aragaki & Mantovani 1998). A vegetação encontra-se bem preservada com trechos de mata madura e outros em estágio secundário de sucessão (SABESP 1997).

L. hoehnei não está distribuída homogeneamente na reserva: estima-se que a espécie ocupe cerca de 2.100 hectares, o que corresponde a 20 % da área, com densidades médias (\pm desvio padrão) variando de 510 (\pm 610) a 1.693 (\pm 1.617) plantas por hectare (Ferraz *et al.* 2002). A espécie foi localizada em algumas áreas na borda da reserva, como na região do extremo sul e oeste (desde sudoeste até noroeste), no limite com o distrito de Caucaia do Alto. A espécie também está presente em vários trechos na margem da estrada de ferro que cruza a reserva. As três áreas onde foi desenvolvido este estudo distam cerca de 4 km entre si: área 1 ou Represa, localizada na parte central da reserva e próxima a Represa Pedro Beicht, área 2 ou Quilombo, na borda sudoeste da reserva e área 3 ou Ferrovia, na margem da estrada de ferro, quilômetro 110,6 (Figura 1).

a)



b)

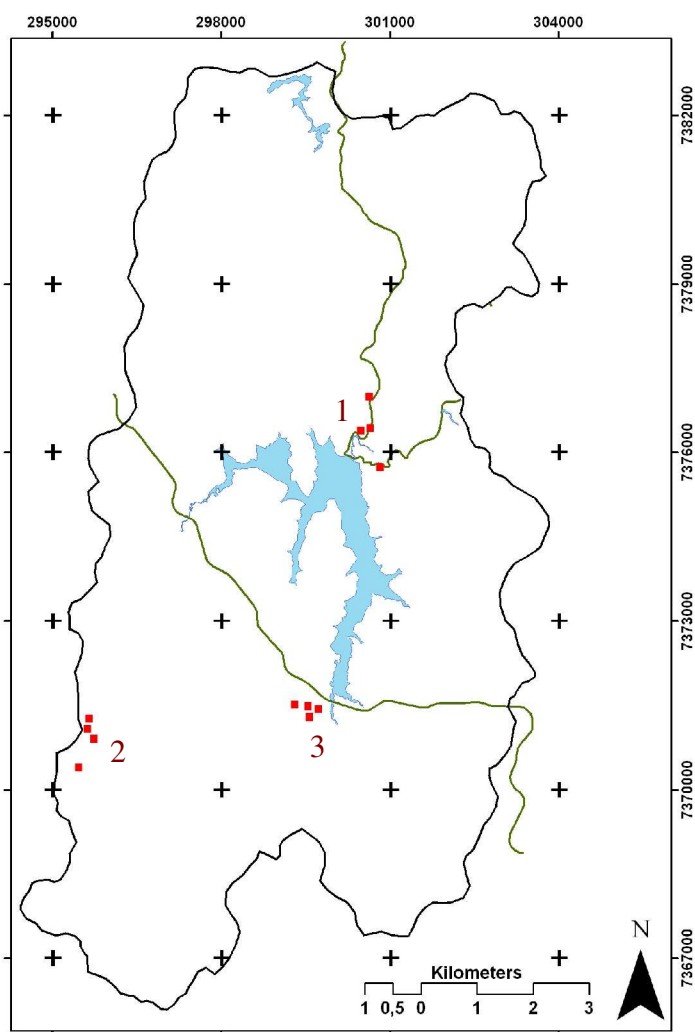


Figura 1 – a) Distribuição de *Lytocaryum hoehnei* (em verde) e b) Reserva Florestal do Morro Grande com as parcelas de 50 x 50 m representadas pelos quadrados vermelhos (fora de escala). Números indicam as áreas de estudo: 1-Represa, 2-Quilombo, 3-Ferrovia.

LITERATURA CITADA

- Alvarez-Buylla, E. R.; García-Barrios, R.; Lara-Moreno, C.; Martínez-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.
- Aragaki, S.; Mantovani, W. 1998. Caracterização do clima e da vegetação de remanescente florestal no planalto paulistano (SP). *Anais do IV Simpósio de Ecossistemas Brasileiros*. Pub. Aciesp n° 104: 25-36.
- Carvalho, R. M.; Martins, F. R.; Santos, F. A. M. 1999. Leaf ecology of pre-reproductive ontogenetic stages of the palm tree *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). *Annals of Botany*. 83: 225-233.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models – construction, analysis, and interpretation*. 2nd edition. Sinauer Associates. Inc. Sunderland. MA.
- Ferraz, D. K.; Eleutério, A. A. A.; Santos, F. A. M. dos. 2002. Population densities of *Lytocaryum hoehnei* (Arecaceae) in different spatial scales in Cotia, Southeast Brazil. *Abstracts*. 45th Symposium - International Association for Vegetation Science. Pg. 44.
- Garcia, R. J. F. 1995. *Composição florística dos estratos arbóreo e arbustivo da mata do Parque Santo Dias (São Paulo - SP, Brasil)*. Dissertação (Mestrado) - IB - USP. 211 p.
- Gatsuk, L. E.; Smirnova, O. V.; Vorontzova, L. I.; Zaugolnova, L. B.; Zhukova, L. A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology*. 68: 675-696.
- Glassman, S. F. 1987. *Revisions of the Palm genus Syagrus Mart. and other selected genera in the Cocos alliance*. Illinois Biological Monographs 56. Univ. of Illinois Press. Urbana.
- Givnish, T. J. 1982. On the adaptive significance of leaf height in forest herbs. *The American Naturalist*. 120: 353-381.
- Henderson, A.; Galeano, G.; Bernal, R. 1995. *Field guide to the Palms of the Americas*. Princeton University Press. Princeton. Pg. 150.
- 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.
- Köppen, W. 1948. *Climatologia*. Ed. Fondo Cultura Economica. Mexico City.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*. 73: 1943-1967.
- Liebold, A. M.; Gurevitch, J. 2002. Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography*. 25: 553-557.
- Lorenzi, H. (coord.). 1996. *Palmeiras no Brasil: nativas e exóticas*. Ed. Plantarum. Nova Odessa. 303p.
- Martínez-Ramos, M.; Sarukhán, J.; Piñero, D. 1988. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics: the case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest. In A. J. Davy; M. J. Hutchings; A. R. Watkinson (eds.). *Plant population ecology: the 28th symposium of the British Ecological Society*. Blackwell Scientific. Oxford. Pp. 293-313.
- Olmsted, I.; Alvarez-Buylla, E. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications*. 5: 484-500.
- Perry, J. N.; Liebold, A. M.; Rosenberg, M. S.; Dungan, J.; Miriti, M.; Jakomulska, A.; Citron-Pousty, S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography*. 25: 578-600.
- Piñero, D.; Martínez-Ramos, M.; Mendoza, A.; Alvarez-Buylla, E.; Sarukhán, J. 1986. Demographic studies in *Astrocaryum mexicanum* and their use in understanding community dynamics. *Principes*. 30: 108-116.
- Ratsirarson, J.; Silander, J. A., Jr.; Richard, A. F. 1996. Conservation and management of a threatened Madagascar palm species, *Neodypsis decaryi*, Jumelle. *Conservation Biology*. 10: 40-52.
- SABESP. 1997. *Programa de Conservação do Sistema Cotia. Relatório Conclusivo (tomo 3): Avaliação Ambiental*. Sabesp/Fundação Brasileira para o Desenvolvimento Sustentável. São Paulo.
- Sarukhán, J.; Martínez-Ramos, M.; Piñero, D. 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. In: R. Dirzo; J. Sarukhán (eds.). *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer Associates. Sunderland. Pp. 83-106.
- Schemske, D. W.; Husband, B. C.; Ruckelshaus, M. H.; Goodwillie, C.; Parker, I. M.; Bishop, J. G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*. 75: 584-606.
- Smith, F. D. M.; May, R. M.; Pellew, R.; Johnson, T. H.; Walter, K. R. 1993. How much do we know about the current extinction rate? *Trends in Ecology and Evolution*. 8: 375-378.

- Souza, A. F.; Martins, F. R.; Matos, D. M. S. 2000. Detecting ontogenetic stages of the palm *Attalea humilis* in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Canadian Journal of Botany*. 78: 1227-1237.
- Souza, A. F.; Martins, F. R.; Bernacci, L. C. 2003. Clonal growth and reproductive strategies of the understory tropical palm *Geonoma brevispatha*: an ontogenetic approach. *Canadian Journal of Botany*. 81: 101-112.
- Svenning, J. C. 1998. The effect of land-use on the local distribution of palm species in an Andean rain forest fragment in northwestern Ecuador. *Biodiversity and Conservation*. 7: 1529-1537.
- Svenning, J. C. 2002. Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understory palm (*Geonoma macrostachys*, Arecaceae). *Plant Ecology*. 159: 185-199.
- Uhl, N. W.; Dransfield, J. 1987. *Genera palmarum: a classification of palms based on the work of Harold E. Moore, Jr. L. H. Bailey Hortorium*. International Palm Society. Lawrence. KS.
- Veloso, H. P.; Rangel Filho, A. L. R.; Lima, J. C. A. 1991. *Classificação da vegetação brasileira adaptada a um sistema universal*. IBGE, Rio de Janeiro.
- Zhukova, L. A.; Glotov, N. V. 2001. Morphological polyvariance of ontogeny in natural plant populations. *Russian Journal of Developmental Biology*. 32: 381-387. (traduzido de *Ontogenez* 32 (6): 455-461. 2001.)

CAPÍTULO 1 – Ontogenia de *Lytocaryum hoehnei* (Burret) Toledo (Arecaceae)

Resumo

O presente estudo investigou alguns aspectos da ontogenia da palmeira endêmica *Lytocaryum hoehnei*. As plantas foram acompanhadas em três áreas de ocorrência da espécie na Reserva Florestal do Morro Grande (entre 23°39'S e 23°48'S, e 46°47'W e 46°55'W), Cotia, SP, nos anos 2000, 2001 e 2002. Foram identificados quatro estádios ontogenéticos: 1) plântula: indivíduos com folhas inteiras; 2) infante: plantas com pelo menos uma folha de formato intermediário entre inteiro e pinado; 3) jovem: plantas com folhas pinadas, sem estipe visível e sem estrutura reprodutiva; 4) adulto: indivíduos com folhas pinadas, com estrutura reprodutiva e/ou estipe visível. Estes estádios corresponderam a grupos coesos de indivíduos com características semelhantes dentro dos grupos e diferentes entre os grupos. O tamanho das plantas (altura, diâmetro e número de folhas) aumentou continuamente durante a ontogenia. O tamanho e a complexidade na forma das folhas aumentou com o tamanho das plantas, até um determinado limite, atingido nos maiores adultos. O tamanho das plântulas, jovens e adultos diferiu entre as áreas estudadas. A taxa de crescimento em altura foi maior em plantas menores, nos estádios iniciais, e a taxa de produção de folhas aumentou com o tamanho das plantas, em todas as áreas. O destino das plantas no ano 2002 dependeu do tamanho das plantas no ano anterior, sendo que as plantas que morreram eram as mais baixas e as que foram recrutadas para o estágio seguinte eram as mais altas. Esta tendência foi mais evidente para as plantas nas fases iniciais, nas três áreas. Como as plantas ingressantes nos estádios eram mais baixas do que as que já estavam no estágio há pelo menos um ano, é provável que elas sofram maior mortalidade logo depois de serem recrutadas. As taxas médias de crescimento em altura foram pequenas e em muitos casos iguais a zero. O crescimento lento e variável entre os indivíduos de mesmo estágio resultou em estimativas da idade e da duração dos estádios igualmente variáveis. Plantas que foram recrutadas não tiveram crescimento diferente daquelas que sobreviveram e permaneceram no mesmo estágio, com exceção das plantas que iniciaram a reprodução, que apresentaram aumento na taxa de produção de folhas. Esse aumento parece estar intimamente relacionado ao início e à manutenção da atividade reprodutiva. De modo geral, houve concordância entre o desenvolvimento ontogenético nas três áreas estudadas, evidenciando a existência de um caminho ontogenético predominante em *L. hoehnei*.

Abstract

The present study has investigated aspects of the ontogeny of the endemic palm *Lytocaryum hoehnei*. The palms were accompanied in three sites in the Reserva Florestal do Morro Grande (between 23°39'S and 23°48'S, and 46°47'W and 46°55'W), Cotia, SP, during 2000, 2001, and 2002. Four ontogenetic stages were identified: 1) seedling: individuals with entire leaves; 2) infant: plants with at least one leaf of intermediate form between entire and pinnate; 3) juvenile: plants with pinnate leaves, without visible stem and without reproductive structures; 4) adult: individuals with pinnate leaves and with visible stem and/or reproductive structures. These stages corresponded to cohesive groups of individuals that shared similar characteristics within groups and different ones among groups. The plants' size (height, diameter, and leaf number) increased continually during ontogeny. Leaf size and complexity of form increased with plant size until a limit was reached in the biggest adults. The size of seedlings, juveniles and adults was different among plants from the three sites studied. The height growth rate was highest in smaller plants from early stages, in all sites. The fate of plants in 2002 depended on the size the plants had in the preceding year: plants that died were the smallest ones and plants that were recruited to the next stage were the tallest ones. This trend was strongest for plants in the early stages of the life cycle, in all sites. Average height growth rates

were small, many of them equal to zero. Individuals in the same ontogenetic stage presented slow and variable growth, which resulted in the variability of age and stage duration estimates. Growth rates did not differ between plants that were recruited to the next stage and plants that survived and stayed at the same stage. Plants which started to reproduce were an exception to this pattern, and presented an increase in the leaf production rate, which seems to be related to the beginning and the maintenance of the reproductive activity. On the whole, plants of all studied sites presented similar ontogeny, which suggests that there is a major ontogenetic pathway in *L. hoehnei*.

Introdução

Os indivíduos de uma população podem ser caracterizados pela sua idade cronológica, que representa o tempo desde seu aparecimento até a data em que estão sendo observados, ou pela idade biológica, definida pelo conjunto de características morfológicas e fisiológicas que determinam seu estado ontogenético (Smirnova *et al.* 2002). Mudanças ontogenéticas são uma expressão do desenvolvimento no tempo (Zhukova & Glotov 2001) e representam a seqüência de fases no desenvolvimento dos organismos, sendo que mudanças anatômicas, morfológicas, bioquímicas e fisiológicas acontecem ao longo dessas fases, permitindo que um indivíduo seja caracterizado por meio de critérios biológicos que representam seu estado de desenvolvimento (Gatsuk *et al.* 1980). A determinação dos estádios ontogenéticos pode ser mais relevante do que da idade cronológica, visto que plantas de diferentes estádios geralmente exercem diferentes papéis na população (Hutchings 1997; Smirnova *et al.* 2002).

Os estádios ontogenéticos são caracterizados por um conjunto de marcadores morfológicos típicos (Zhukova & Glotov 2001), sendo que cada estágio pode ser definido pelo aparecimento de novas estruturas ou pela perda de estruturas que estavam presentes nos estádios anteriores (Gatsuk *et al.* 1980). Gatsuk *et al.* (1980) sugeriram que os estádios podem ser identificados por meio de características qualitativas e quantitativas, sendo que estas últimas variam continuamente durante o desenvolvimento. A ontogenia de plantas inicialmente foi caracterizada em períodos denominados latente, pré-generativo, generativo e pós-generativo (Rabotnov 1950 *apud* Zhukova & Glotov 2001) e posteriormente em um número variável de estádios ontogenéticos (Gatsuk *et al.* 1980; Smirnova & Bobrovskii 2001). No entanto, Kluge (1988) considera que a divisão do contínuo ontogenético está sempre associada com um certo grau de arbitrariedade.

Variações morfométricas associadas com alterações qualitativas nos indivíduos foram exploradas na tentativa de identificar os estádios ontogenéticos em algumas espécies de palmeiras (Carvalho *et al.* 1999; Souza *et al.* 2000). Estes trabalhos ressaltaram a importância das características ligadas à forma e ao tamanho das folhas na distinção dos estádios pré-reprodutivos, características estas indicadas como sendo constantes e específicas em cada espécie de palmeira (Tomlinson 1990). Chazdon (1991) estudou a alteração na morfologia das folhas de várias espécies de *Geonoma*, ao longo

da ontogenia, e evidenciou que o tamanho e a complexidade na forma das folhas aumentaram com o tamanho das plantas. A autora sugeriu que o padrão encontrado é uma expressão das mudanças correlacionadas que acontecem no desenvolvimento morfológico ao longo da ontogenia. Além da morfologia das folhas, outros traços morfológicos estão associados com o desenvolvimento ontogenético em algumas espécies de palmeiras, como por exemplo, o comprimento e o diâmetro do estipe, o comprimento dos entrenós e o número de nós, a altura da copa, o tamanho da copa (expresso pelo número de folhas) (Chazdon 1991).

Além das alterações morfológicas, mudanças nos ritmos ou taxas biológicas estão associadas com o desenvolvimento em palmeiras, por exemplo, a taxa de produção de folhas, a taxa de crescimento em diâmetro e a taxa de crescimento do estipe (Piñero *et al.* 1986; Sarukhán *et al.* 1984; Souza *et al.* 2003). Em *Geonoma brevispatha*, a taxa de produção de folhas aumentou durante a ontogenia, enquanto a taxa de crescimento do diâmetro do estipe foi maior no estágio 'imaturo' (Souza *et al.* 2003). Essas alterações nos ritmos biológicos com o desenvolvimento, por sua vez, têm implicação direta na própria ontogenia, influenciando o tempo de duração dos estádios e da maturidade reprodutiva, cujo efeito pode ser observado na demografia das populações.

As espécies geralmente apresentam um padrão único de desenvolvimento ontogenético, entretanto é possível verificar diferentes caminhos de desenvolvimento entre populações de uma mesma espécie, o que é conhecido como polivariância da ontogenia (Zhukova & Glotov 2001). A polivariância pode ser de ordem estrutural, por exemplo morfológica, como também dinâmica, relativa às taxas de desenvolvimento. Normalmente essas variações estão relacionadas com as condições climáticas ou ecológicas diferentes a que estão expostas as populações (Zhukova & Glotov 2001). Para a espécie herbácea *Valleriana offianales* foi observado que condições climáticas desfavoráveis, como também a poluição do ar e do solo, aumentaram o nível de polivariância morfológica (Zhukova & Glotov 2001). Nos casos de polivariância que levam a alterações nos parâmetros demográficos em populações diferentes, a identificação desses múltiplos caminhos de desenvolvimento e sua relação com as condições ambientais pode ser de extrema relevância para a conservação das populações e, no caso de espécies ameaçadas de extinção, para a conservação da própria espécie.

O presente estudo investigou a ontogenia de *Lytocaryum hoehnei* (Burret) Toledo (Arecaceae), de acordo com as seguintes questões: a) quais são os estádios ontogenéticos que caracterizam o desenvolvimento da espécie?; b) como variam alguns traços morfológicos ao longo da ontogenia?; c) como variam a altura e o número de folhas entre plantas de mesmo estágio localizadas em três áreas de ocorrência da espécie?; d) como variam as taxas de produção de folhas e de crescimento em altura

ao longo da ontogenia, em áreas diferentes? e) qual a influência da variabilidade morfométrica interna dos estádios na sobrevivência e no recrutamento das plantas, nas três áreas?

Metodologia

O presente estudo foi realizado na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP, localizada entre as coordenadas 23°39'S e 23°48'S, e 46°47'W e 46°55'W. Foram selecionadas para o estudo três áreas de ocorrência de *L. hoehnei* na reserva, distantes cerca de 4 km entre si (Figura 1).

Caracterização dos estádios ontogenéticos

Os estádios ontogenéticos de *Lytocaryum hoehnei* foram identificados analisando-se o processo de formação e desenvolvimento de determinadas estruturas, relacionadas principalmente ao formato das folhas e ao início da função reprodutiva (Chazdon 1991; Gatsuk *et al.* 1980), com auxílio de informações sobre a ontogenia de outras espécies de palmeiras (Carvalho *et al.* 1999; Souza *et al.* 2000). Para tanto, foram analisadas cerca de 500 plantas na Represa (Figura 1) ao longo de todo o desenvolvimento ontogenético segundo critérios biológicos e macromorfológicos qualitativos. Foi observada a presença ou a ausência das seguintes estruturas: eixo cotiledonar ligado à semente, eófilo giboso, folha inteira, folha de formato intermediário entre inteiro e pinado, folha pinada, espata, inflorescência ou infrutescência e estipe visível não recoberto pela bainha persistente das folhas.

Variação nos traços morfológicos

No ano 2000 foram medidas 153 plantas de todos os estádios identificados, localizadas nos arredores da estrada que corta a reserva, na área 1 (Represa) (Figura 1). Nas plântulas foram medidos altura, diâmetro na altura do solo (das) e número de folhas (nfolhas). Nos infantes, jovens e adultos foram medidos altura, das, nfolhas, além das seguintes estruturas da folha expandida mais nova: comprimento da raque (raque), número de folíolos (nfol), comprimento e largura de um folíolo da região intermediária da folha (comp2, larg2), comprimento e largura do folíolo apical (comp3, larg3). Somente folhas vivas foram contadas, ou seja, aquelas cujos folíolos e raque eram verdes. Todas as medidas de altura foram feitas desde o solo até a parte mais alta da folha mais nova, expandida ou não.

Foram construídos boxplots entalhados para comparar as medidas morfológicas entre os estádios, no programa SYSTAT versão 10 (SPSS 2000). Como esse tipo de boxplot apresenta os limites do intervalo de confiança da mediana, ele pode ser usado para visualizar diferenças

significativas entre grupos (McGill *et al.* 1978). As comparações entre os estádios foram utilizadas para investigar se cada estádio correspondia a um grupo coeso de indivíduos.

Com o intuito de investigar a relação entre os traços morfológicos ao longo da ontogenia, foram feitos diagramas de dispersão e análises de correlação não-paramétricas, utilizando-se os dados de todas as plantas. Foi calculado o coeficiente de correlação Gamma, que representa a diferença entre a probabilidade de que as duas variáveis em questão estão na mesma ordem de postos e a probabilidade das duas variáveis estarem em ordens diferentes (Statsoft 2000). A comparação dos coeficientes de correlação entre pares de variáveis foi avaliada utilizando o critério de Bonferroni.

Dentre os traços morfológicos selecionados para caracterizar as plantas, os que representaram o tamanho das plantas foram a altura, o diâmetro na altura do solo e o número de folhas. O número de folíolos da folha expandida mais nova foi o indicador da forma das folhas. As demais variáveis medidas na folha mais nova representaram o tamanho das folhas.

Variabilidade interna dos estádios

A morfometria foi comparada entre plantas de mesmo estádio localizadas em áreas diferentes na reserva. Foram construídos boxplots entalhados para comparar a altura e o número de folhas entre plantas de três áreas de ocorrência da palmeira na reserva (Figura 1), em 2002.

Com o intuito de explorar uma possível fonte de variação na morfometria das plantas de mesmo estádio, comparou-se a altura e o número de folhas de plantas com diferentes tempos de permanência em cada estádio. Para isso, foram amostradas todas as plantas localizadas em doze parcelas de 50 x 50 m, instaladas nas três áreas de ocorrência de *L. hoehnei* na reserva (Figura 1), nos anos 2001 e 2002. Nesses três hectares as plantas de todos os estádios foram medidas quanto a altura e contado o número de folhas. As medidas de altura foram feitas desde o solo até a região de separação da folha mais nova, visualizada como um “v” (Figura 2f). Foram construídos boxplots entalhados para comparar as medidas entre plantas que ingressaram em determinado estádio no período entre 2001 e 2002 e aquelas que já estavam no estádio em 2001.

Comparando-se as duas medidas de altura utilizadas neste estudo, foram encontradas correlações positivas e significativas para o conjunto de indivíduos e para cada estádio ($p < 0,01$ e $p < 0,00001$, respectivamente). As plantas com estipe visível muitas vezes apresentaram-se curvadas (Lorenzi 1996) e, nestes casos, a altura até a região do “v” refletiu a altura do início da copa. Nas plantas com estipe ereto (visível ou não), que corresponderam a grande maioria dos indivíduos, a altura até a região do “v” representa o comprimento do estipe e o início da copa.

Variação nas taxas de crescimento

Para investigar como variam as taxas de produção de folhas e de crescimento em altura ao longo da ontogenia, foram utilizadas as medidas das plantas amostradas nas 12 parcelas de 50 x 50 m, indicadas acima. A taxa de produção de folhas correspondeu ao número de folhas produzidas no período entre 2001 e 2002, enquanto a taxa de crescimento em altura representou a diferença entre as alturas no ano 2002 e 2001. Foram realizadas análises de correlação Gamma entre a altura e o número de folhas das plantas em 2001 e o crescimento em altura e a produção de folhas, para as plantas das três áreas.

Influência da variação morfométrica nos eventos dinâmicos

Foi investigada a influência da variação morfométrica interna dos estádios em alguns parâmetros demográficos. Comparou-se a altura e o número de folhas em 2001 entre plantas de mesmo estádio que tiveram destinos diferentes em 2002. Foram construídos boxplots entalhados para comparar o tamanho entre as plantas que morreram, as que sobreviveram e continuaram no mesmo estádio e aquelas que sobreviveram e passaram ao estádio seguinte.

O crescimento em altura e o número de folhas produzido no período de 2001 a 2002 foram comparados entre plantas de mesmo estádio que tiveram destinos diferentes em 2002 - aquelas que sobreviveram e permaneceram no mesmo estádio e aquelas que foram recrutadas para o estádio seguinte - e analisados por meio de boxplots entalhados.

Foi calculada a taxa de produção de folhas de *L. hoehnei* no período entre 2001 e 2002, produzindo uma estimativa composta pelos dados das plantas de todos os estádios, resultando em uma média única por área. Foi calculado o intervalo de 95% de confiança da média e este foi usado para estimar o tempo que as plantas teriam levado para atingir determinado número de folhas, característico de cada estádio ontogenético.

Resultados

Caracterização dos estádios

Segundo os critérios biológicos e macromorfológicos analisados, foram definidos os seguintes estádios ontogenéticos para *Lytocaryum hoehnei*:

Plântula: indivíduo somente com folha(s) inteira(s) (Figura 2a). A germinação remota-ligular (obs. pessoal; Tomlinson 1990) se dá por meio de um eixo cotiledonar que se expande por um dos poros da semente. O primeiro eófilo, de formato giboso, é precedido pelas folhas plumulares, sem lâmina, nas fases iniciais do desenvolvimento da plântula, enquanto os eófilos seguintes apresentam

formato lanceolado (Figura 2a). A semente permanece presa à plântula por um período que pode chegar a um ano, enquanto uma plântula pode apresentar eófilo giboso por um período ainda maior.

Infante: indivíduo com pelo menos uma folha de formato intermediário entre inteiro e pinado (Figura 2b). As folhas inteiras iniciam a segmentação a partir da base, e as primeiras folhas segmentadas apresentam número reduzido de folíolos. A cada nova folha produzida aumenta o número de folíolos bem como diminui o tamanho do folíolo apical. Progressivamente, as folhas novas apresentam formato que se aproxima do pinado. Com o crescimento, os infantes apresentam tanto folhas pinadas como de formato intermediário.

Jovem: indivíduo que possui somente folhas pinadas e não possui estipe visível nem estrutura reprodutiva (Figura 2c). Este estágio inclui os indivíduos que perderam todas as folhas de formato intermediário como também aqueles pré-reprodutivos.

Adulto: indivíduo com folhas pinadas e que possui estrutura reprodutiva e/ ou possui estipe visível (Figura 2d,e). O estágio adulto foi subdividido em duas fases com características distintas. Adulto 1: indivíduo reprodutivo com estipe aéreo não visível, coberto pelas bainhas persistentes das folhas (Figura 2d); adulto 2: indivíduo com estipe visível e estrutura reprodutiva ou apenas estipe visível (Figura 2e).

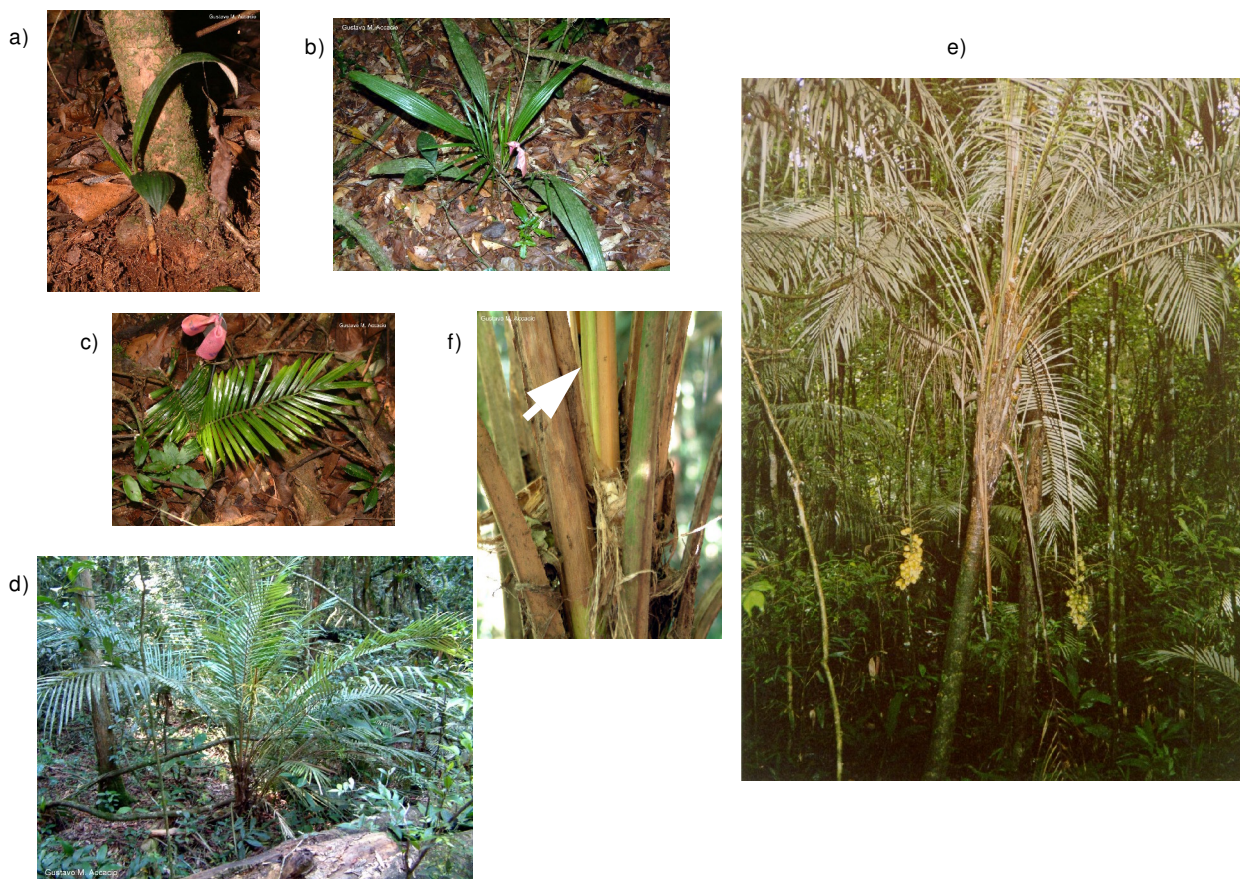


Figura 2 – *Lytocaryum hoehnii*: a) plântula, b) infante, c) jovem, d) adulto 1, e) adulto 2, f) região de separação da folha mais nova do broto foliar.

Variação nos traços morfológicos

A altura das plantas foi progressivamente maior ao longo da ontogenia e significativamente diferente entre os estádios (Figura 3a). Igualmente, foram encontradas diferenças no diâmetro na altura do solo entre todos os estádios (Figura 3b). Os adultos 2 apresentaram valores menores do que os adultos 1, o que é explicado pela ausência de bainhas foliares sobre o estipe dos primeiros, sendo que nos demais estádios o diâmetro na altura do solo é uma medida composta pelo diâmetro do estipe e pela camada de bainhas foliares persistentes.

O número de folhas, o número de folíolos, o comprimento da raque, além do comprimento e da largura dos folíolos da região intermediária da folha mais nova, aumentaram com o desenvolvimento dos indivíduos, porém não foram diferentes entre os adultos 1 e 2 (Figura 3c-g). O comprimento e a largura do folíolo apical diminuíram ao longo da ontogenia, porém o primeiro não diferiu entre jovens e adultos (Figura 3h,i).

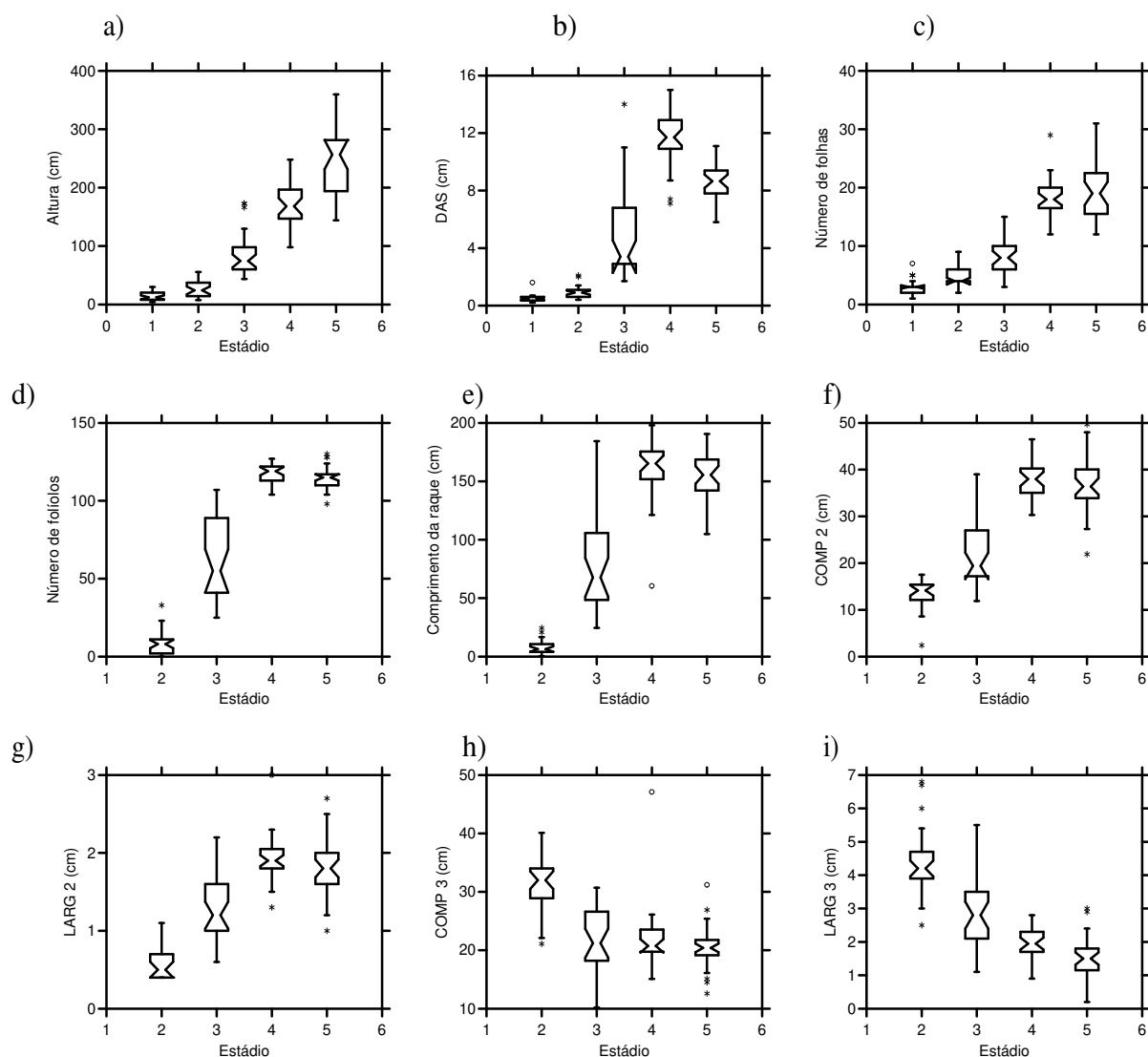


Figura 3 – Variáveis morfológicas dos indivíduos medidos no ano 2000. Estádio 1: plântula, 2: infante, 3: jovem, 4: adulto 1 e 5: adulto 2. Legenda das variáveis conforme descrito na metodologia. Porção mais estreita dentro da caixa representa a mediana; limites do entalhe da caixa indicam o intervalo de confiança da mediana; limites inferior e superior da caixa mostram o primeiro e o terceiro quartis, respectivamente; barras verticais apontam os valores mínimo e máximo; * representa os “outliers” ; o indica valores extremos.

As variáveis que representaram o tamanho das plantas apresentaram relação linear e positiva entre si. Quanto maior o comprimento da raque maior o número de folíolos, evidenciando a relação linear entre o tamanho e a forma das folhas. No entanto, quanto maior o tamanho e a complexidade na forma das folhas, expressos pelo comprimento da raque e pelo número de folíolos, respectivamente, foi linearmente menor o tamanho do folíolo apical (comprimento e largura). Alguns traços morfológicos apresentaram relação não linear entre si, assintótica positiva ou negativa (Figura 4). O número de folíolos da folha expandida mais nova aumentou com o tamanho das plantas até

um determinado tamanho, a partir do qual permaneceu constante (Figura 4a-c). Essa relação foi consistente à medida que aconteceu para as três variáveis de tamanho (altura, diâmetro e número de folhas). A largura do folíolo apical diminuiu com o tamanho das plantas até um certo limite, depois do qual permaneceu constante (Figura 4d,e). Este limite parece ser atingido somente nos adultos 2, que possuíram largura do folíolo apical menor do que nos outros estádios (Figura 3i). A maioria das relações entre as variáveis foi significativa, mesmo quando não eram tão fortes (Tabela 1).

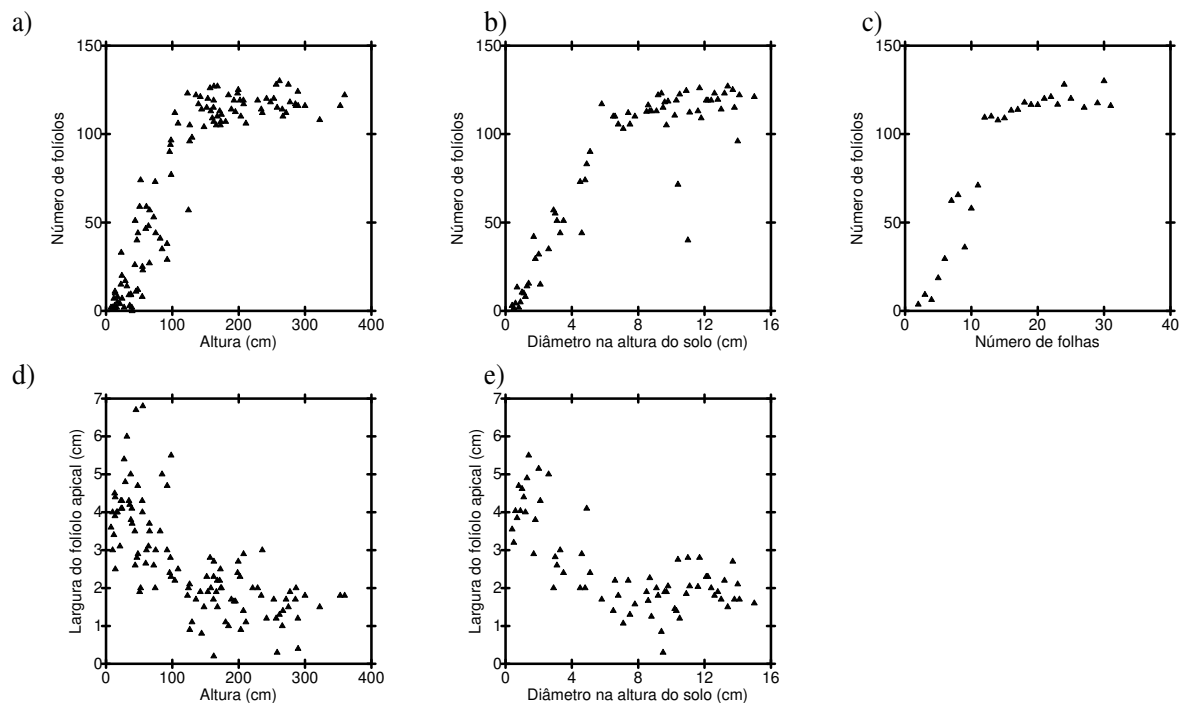


Figura 4 - Diagramas de dispersão entre o número de folíolos e a altura (a), o diâmetro na altura do solo (b) e o número de folhas (c) e entre a largura do folíolo apical e a altura (d) e o diâmetro na altura do solo (e).

Tabela 1 – Análise de correlação Gamma entre as variáveis morfológicas das plantas de todos os estádios. Os valores da diagonal superior indicam o n de cada comparação; os valores da diagonal inferior indicam os coeficientes da correlação. Para manutenção do $\alpha=5\%$ cada comparação foi confrontada com $\alpha=0,0009$ (correção de Bonferroni). Valores em negrito apontam correlações significativas. Altura referente à distância entre o solo e a ponta da folha mais nova, medida em 2000.

	Altura	Das	Nfolhas	Nfol	Raque	Comp2	Larg2	Comp3	Larg3
Altura	-	152	153	121	114	114	114	117	118
Das	0,663	-	152	120	113	113	113	116	117
Nfolhas	0,761	0,770	-	121	114	114	114	117	118
Nfol	0,686	0,737	0,762	-	113	113	113	116	117
Raque	0,618	0,671	0,675	0,805	-	112	112	109	110
Comp2	0,657	0,628	0,716	0,727	0,771	-	114	109	110
Larg2	0,574	0,613	0,590	0,673	0,626	0,589	-	109	110
Comp3	-0,361	-0,334	-0,339	-0,321	-0,267	-0,212	-0,333	-	117
Larg3	-0,558	-0,450	-0,535	-0,547	-0,531	-0,554	-0,460	0,444	-

Variabilidade interna dos estádios

Plantas de mesmo estádio localizadas em populações diferentes apresentaram algumas diferenças na altura e no número de folhas (Figura 5). As plântulas do Quilombo foram as menores, seguidas pelas da Represa, enquanto as da Ferrovia foram as mais altas e tiveram mais folhas que as demais (Figura 5a,c). Os infantes do Quilombo tiveram a menor mediana da altura, mas não foram significativamente diferentes das plantas da Ferrovia e estas não diferiram das plantas da Represa. Os jovens da Represa foram os mais altos (Figura 5c) e os da Ferrovia tiveram menos folhas. Os adultos 1 da Ferrovia foram maiores que os da Represa e estes não diferiram das plantas do Quilombo, da mesma forma que estas não diferiram daquelas da Ferrovia. Não houve diferença na altura dos adultos 2 entre as áreas, porém as plantas da Represa tiveram menos folhas. O número de folhas dos infantes e dos adultos 1 foi igual nas três áreas.

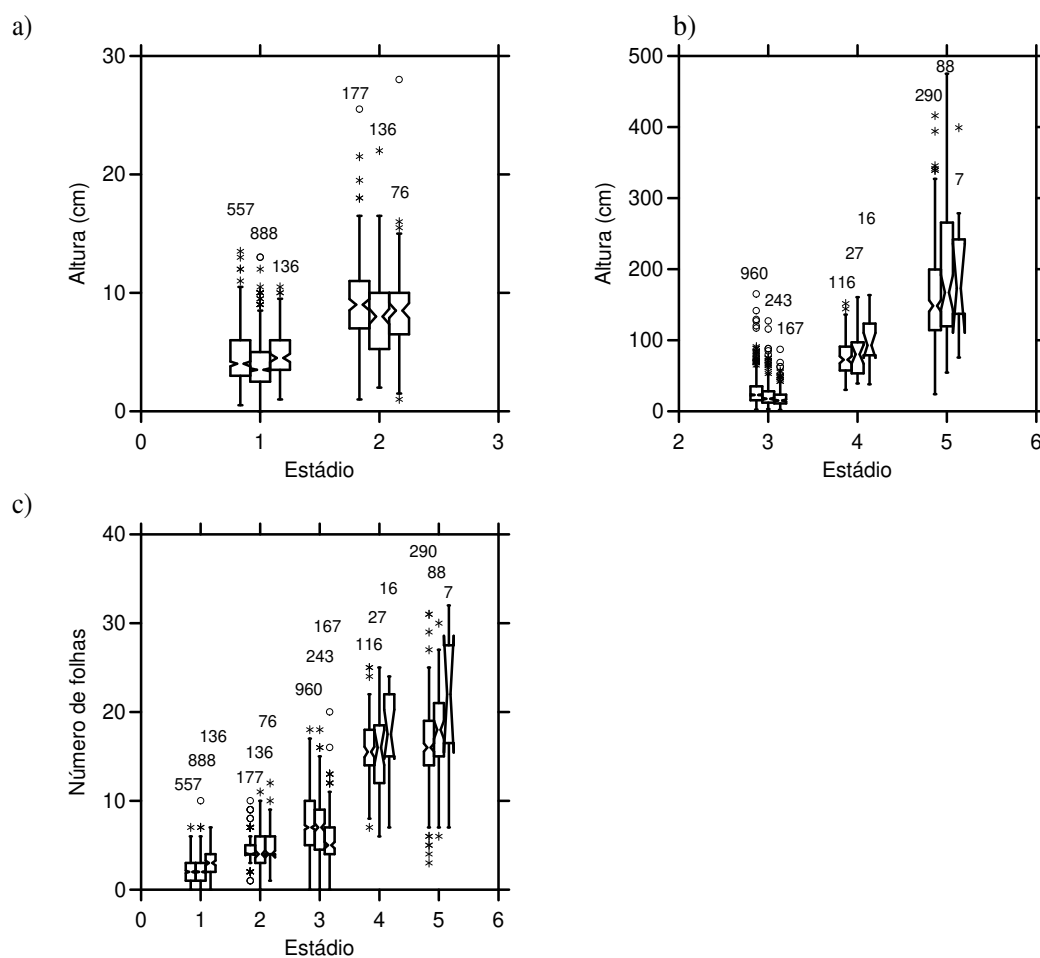


Figura 5 – Distribuição da variação da altura (a: plântulas e infantes; b: jovens e adultos) e do número de folhas por estágio nas três populações de estudo, no ano 2002. Estádios: 1-plântula, 2-infante, 3-jovem, 4-adulto 1, 5-adulto 2. A primeira caixa de cada grupo corresponde às plantas da Represa, a segunda, do Quilombo e a terceira, da Ferrovia. Os números acima dos boxplots correspondem ao número de indivíduos em cada grupo. Legenda do boxplot como na Figura 3.

Em geral, as plantas ingressantes nos estádios foram menores do que aquelas que já estavam no estágio há pelo menos um ano, na Represa e no Quilombo (Figura 6a-d). Essa tendência foi significativa em plântulas e jovens, nas duas áreas, e nos adultos na Represa. Os jovens ingressantes do Quilombo não apresentaram altura diferente dos infantes.

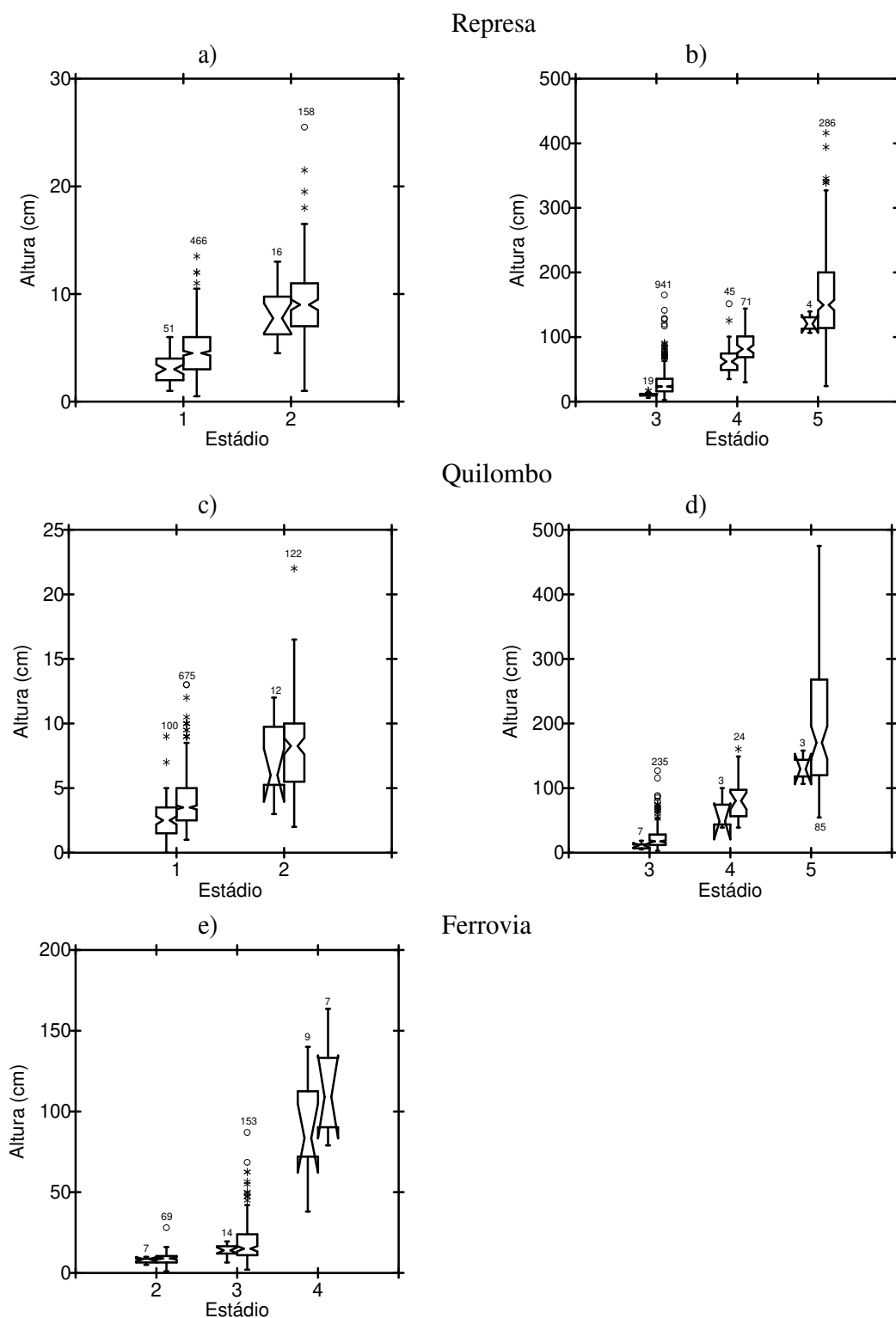


Figura 6 – Distribuição da variação da altura das plantas no ano 2002, por estágio. Primeira caixa em cada estágio corresponde às plantas que ingressaram no estágio em 2002; segunda caixa representa as plantas que já estavam no estágio em 2001. Estádio 1: plântula, 2: infante, 3: jovem, 4: adulto 1 e 5: adulto 2. Legenda referente ao boxplot como na Figura 3.

Do mesmo modo, as plantas ingressantes nos estádios apresentaram menos folhas do que aquelas que já estavam no estágio no ano anterior, na Represa e no Quilombo (Figura 7a,b). Essa

tendência foi significativa em plântulas, jovens e adultos 1, nas duas áreas. O número de folhas de plantas ingressantes em um estágio não diferiu do das plantas do estágio anterior, no caso de jovens, no Quilombo e na Ferrovia, e de adultos 2 nas três áreas (Figura 7a-c).

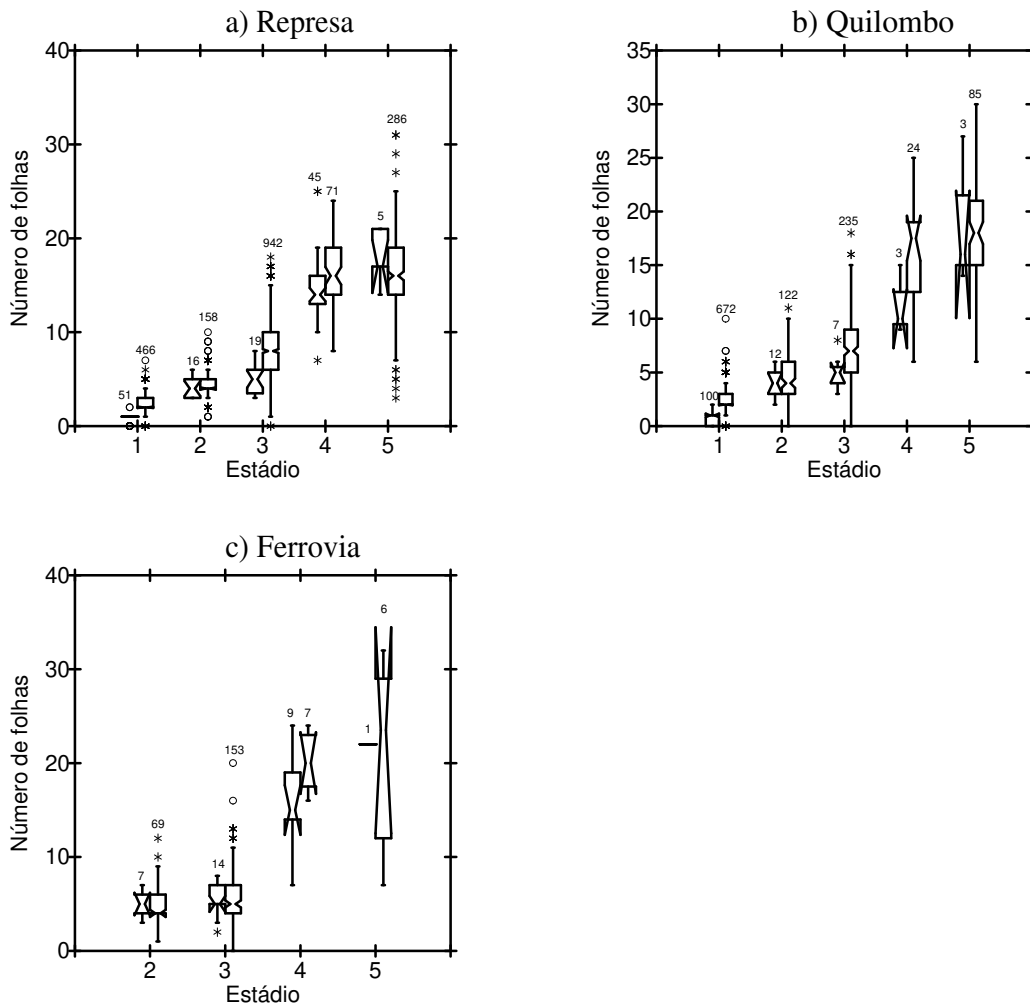


Figura 7 – Distribuição da variação do número de folhas das plantas no ano 2002, por estágio. Primeira caixa em cada estágio corresponde às plantas que ingressaram no estágio em 2002; segunda caixa representa as plantas que já estavam no estágio em 2001. Estádio 1: plântula, 2: infante, 3: jovem, 4: adulto 1 e 5: adulto 2. Legenda referente ao boxplot como na Figura 3.

Variação nas taxas de crescimento

As análises de correlação Gamma entre o tamanho das plantas em 2001 e o crescimento em altura e a produção de folhas no período entre 2001 e 2002 apontaram para algumas tendências gerais (Tabela 2):

- a relação inversa entre a altura no ano 2001 e o crescimento em altura de plântulas e infantes em todas as áreas e também de jovens na Represa e no Quilombo;
- a relação positiva entre o número de folhas e a produção de folhas de infantes, jovens e adultos na Represa e no Quilombo, e de jovens na Ferrovia;

- a relação positiva entre a altura e a produção de folhas nas plântulas e jovens das três áreas;
- a relação positiva entre o número de folhas e o crescimento em altura de infantes na Represa e de adultos 1 na Ferrovia;
- a relação positiva entre o crescimento em altura e o número de folhas produzidas nas plântulas e jovens na Represa e no Quilombo, e também nos infantes na Represa.

Em alguns casos, as relações entre as variáveis analisadas foram mais fortes quando considerado o conjunto total de plantas, reforçando as tendências ao longo da ontogenia. No entanto, na maioria dos casos as relações foram fracas, mesmo quando altamente significativas. Algumas exceções aos padrões gerais também puderam ser verificadas. Os adultos 2 na Represa apresentaram relação positiva entre altura e crescimento em altura e as plântulas no Quilombo relação negativa entre número de folhas e crescimento em altura (Tabela 2).

Tabela 2 - Análise de correlação Gamma entre: a altura em 2001 e o crescimento em altura (alt x crescialt), o número de folhas em 2001 e o número de folhas produzido (fol x folprod), a altura e o número de folhas produzido (alt x folprod), o número de folhas e o crescimento em altura (fol x crescialt), o crescimento em altura e o número de folhas produzido (crescialt x folprod). N: número de indivíduos comparados; G: valor do coeficiente de correlação Gamma; p: nível descritivo.

a) Represa

		Todos	Plântulas	Infantes	Jovens	Adultos 1	Adultos 2
Alt x Crescialt	N	1992	482	177	974	75	284
	G	-0,0004	-0,25	-0,24	-0,06	0,028	0,11
	p	0,98	< 0,0001	< 0,0001	0,003	0,73	0,009
Fol x Folprod	N	1943	474	174	946	71	278
	G	0,72	-0,07	0,22	0,56	0,21	0,33
	p	0	0,17	0,01	0	0,06	< 0,0001
Alt x Folprod	N	1931	474	174	937	71	275
	G	0,71	0,15	0,03	0,52	0,3	0,3
	p	0	0,003	0,68	0	0,006	< 0,0001
Fol x Crescialt	N	1992	482	177	974	75	284
	G	0,07	0,04	0,18	0,04	0,03	0,05
	p	< 0,0001	0,25	0,002	0,09	0,71	0,19
Crescialt x Folprod	N	1929	474	174	936	70	275
	G	0,16	0,12	0,29	0,13	0,15	0,09
	p	< 0,0001	0,02	0,0003	< 0,0001	0,17	0,06

b) Quilombo

		Todos	Plântulas	Infantes	Jovens	Adultos 1	Adultos 2
Alt x Crescialt	N	1160	687	129	235	27	82
	G	-0,14	-0,33	-0,26	-0,18	0,06	-0,15
	p	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	< 0,0001	0,64	0,06
Fol x Folprod	N	1135	677	127	233	25	73
	G	0,57	0,05	0,39	0,46	0,56	0,29
	p	0	0,23	0,0002	< 0,0001	0,002	0,005
Alt x Folprod	N	1132	677	127	230	25	72
	G	0,55	0,14	0,14	0,38	0,16	0,18
	p	0	0,0004	0,16	< 0,0001	0,33	0,08
Fol x Crescialt	N	1157	683	129	235	27	82
	G	-0,03	-0,09	-0,03	-0,05	0,27	-0,12
	p	0,2	0,002	0,69	0,3	0,07	0,12
Crescialt x Folprod	N	1132	677	127	230	25	72
	G	0,16	0,16	0,16	0,19	0,21	-0,13
	p	< 0,0001	< 0,0001	0,10	0,0007	0,22	0,22

c) Ferrovia

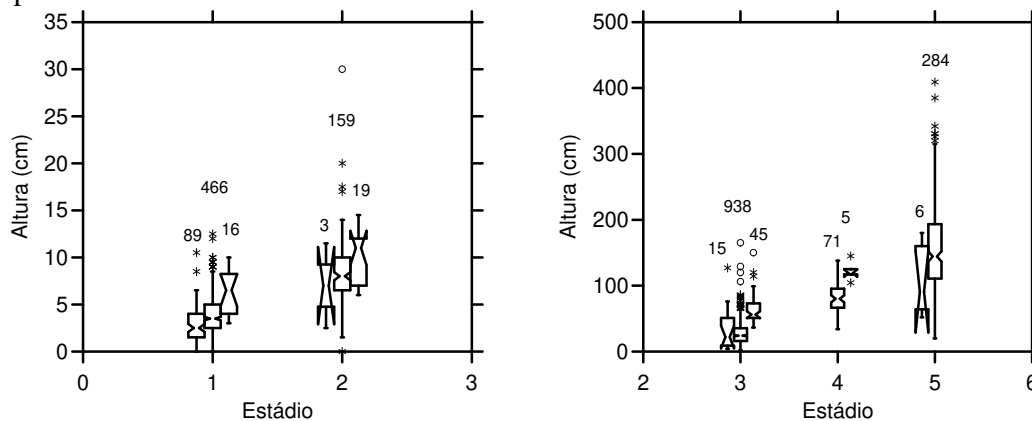
		Todos	Plântulas	Infantes	Jovens	Adultos 1	Adultos 2
Alt x Crescialt	N	395	138	83	160	8	6
	G	-0,12	-0,36	-0,19	-0,05	-0,04	0,08
	p	0,0008	< 0,0001	0,01	0,37	0,9	0,84
Fol x Folprod	N	385	138	82	152	8	5
	G	0,54	0,03	0,17	0,49	-0,13	0,78
	p	< 0,0001	0,79	0,22	< 0,0001	0,75	0,07
Alt x Folprod	N	382	137	82	150	8	5
	G	0,6	0,22	0,21	0,61	-0,47	0,56
	p	< 0,0001	0,02	0,12	< 0,0001	0,18	0,2
Fol x Crescialt	N	395	138	83	160	8	6
	G	0,04	-0,11	0,06	0,09	0,67	0,08
	p	0,24	0,1	0,49	0,1	0,03	0,84
Crescialt x Folprod	N	382	137	82	150	8	5
	G	0,08	0,06	0,02	0,11	0,11	0,5
	p	0,13	0,51	0,87	0,15	0,76	0,25

Influência da variação morfológica nos eventos dinâmicos

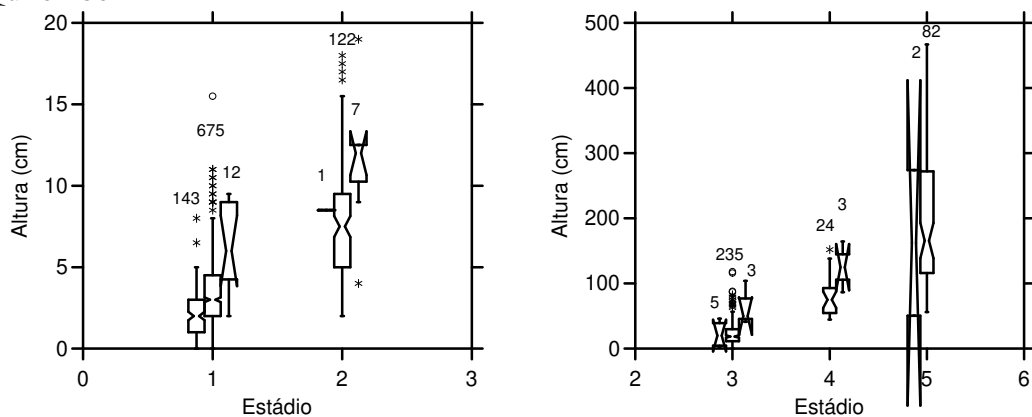
A variabilidade morfológica interna dos estádios influenciou o destino dos indivíduos. Plantas que estavam mortas em 2002 eram as mais baixas em 2001, no caso de plântulas, em todas as áreas de estudo, e de infantes na Ferrovia (Figura 8a-c). Plantas que sobreviveram e foram recrutadas para o estágio seguinte em 2002 eram as mais altas em 2001, no caso de plântulas, infantes, jovens e adultos 1, em todas as áreas (Figura 8a-c). As plantas com menor número de folhas em 2001 estavam mortas em 2002, no caso de plântulas, em todas as áreas, de infantes, na Represa e na Ferrovia, e de jovens e adultos 2, na Represa e no Quilombo (Figura 9a-c). Plantas com mais folhas em 2001 foram

recrutadas em 2002, no caso de plântulas (Represa e Quilombo), infantes (Represa), jovens (nas três áreas) e adultos 1 (Represa e Ferrovia) (Figura 9a-c).

a) Represa



b) Quilombo



c) Ferrovia

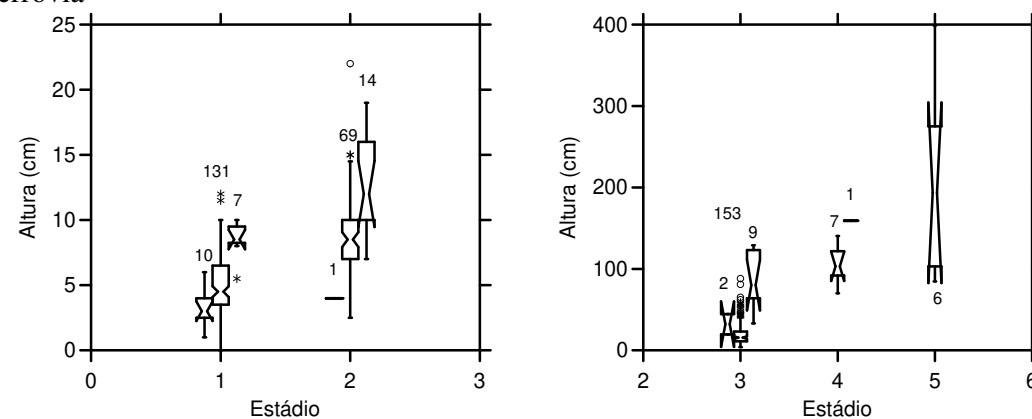


Figura 8 – Distribuição de variação da altura das plantas em 2001 por estágio. A primeira caixa de cada estágio corresponde às plantas que morreram, a segunda caixa representa as plantas que sobreviveram e continuaram no mesmo estágio e a terceira caixa, plantas que sobreviveram e passaram ao estágio seguinte, em 2002. Estádio 1: plântula, 2: infante, 3: jovem, 4: adulto 1 e 5: adulto 2. Legenda referente ao boxplot como na Figura 3.

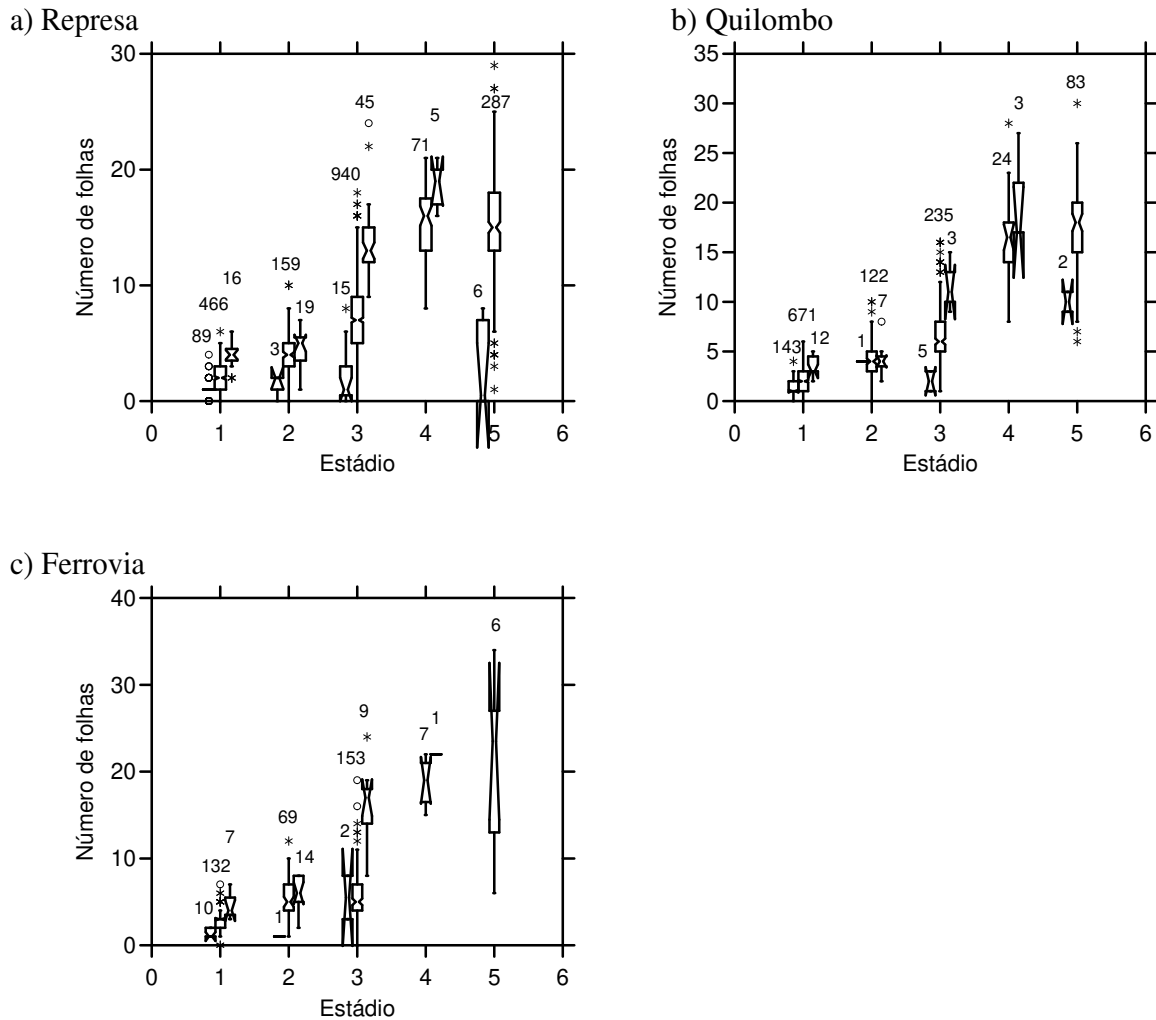


Figura 9 – Distribuição de variação do número de folhas das plantas em 2001 por estágio. A primeira caixa de cada estágio corresponde às plantas que morreram, a segunda caixa representa as plantas que sobreviveram e continuaram no mesmo estágio e a terceira caixa, plantas que sobreviveram e passaram ao estágio seguinte, em 2002. Estádio: 1-plântula, 2-infante, 3-jovem, 4-adulto 1 e 5-adulto 2. Legenda referente ao boxplot como na Figura 3.

Plantas de todos os estádios apresentaram crescimento em altura igual a zero em algumas das situações investigadas (Figura 10a,c,e). Plantas sobreviventes de todos os estádios apresentaram crescimento positivo na Represa, com exceção dos jovens. No Quilombo, plântulas e adultos 1 que sobreviveram e continuaram no mesmo estágio também tiveram crescimento positivo. Plantas recrutadas de todos os estádios tiveram crescimento significativamente maior que zero na Represa, com exceção dos adultos 1, que apresentaram esse padrão na Ferrovia (Figura 10a,c,e). Dentre os jovens da Represa, os recrutantes apresentaram crescimento significativamente maior do que aqueles que sobreviveram e permaneceram no mesmo estágio (Figura 10a). Na Represa, o crescimento dos adultos 2 foi maior do que o de infantes e de plântulas (Figura 10a). O crescimento das plantas recrutantes não diferiu entre os estádios.

Plantas de todos os estádios apresentaram a mediana do número de folhas produzidas entre 2001 e 2002 maior do que zero, em todas as áreas de estudo (Figura 10b,d,f). Os adultos apresentaram produção de folhas (mediana igual a 3) significativamente maior do que os outros estádios, nas três áreas, sendo que não houve diferença no número de folhas produzidas por plântulas, infantes e jovens (mediana igual a 1). A produção de folhas em jovens recrutantes foi significativamente maior do que a dos jovens que sobreviveram e continuaram no mesmo estádio, em todas as áreas, e não diferiu do número de folhas produzidas pelos adultos na Ferrovia e no Quilombo (Figura 10b,d,f).

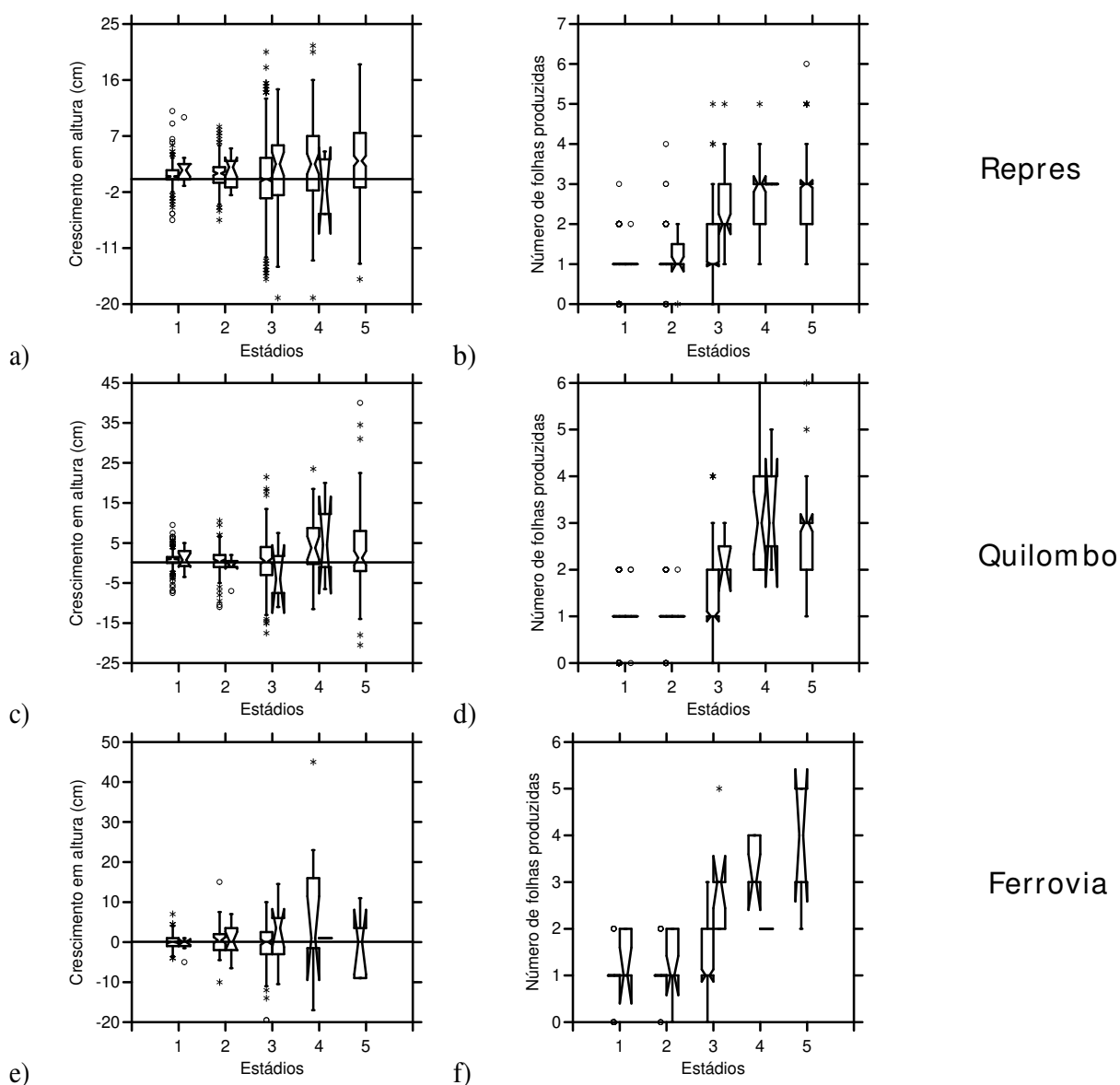


Figura 10 – Distribuição da variação do crescimento em altura e da produção de folhas no período entre 2001 e 2002, por estádio. Em cada estádio, a primeira caixa corresponde às plantas que sobreviveram e permaneceram no mesmo estádio e a segunda caixa, plantas que sobreviveram e foram recrutadas ao estádio seguinte. Linha horizontal demarca o crescimento em altura igual a zero. Estádio 1: plântula, 2: infante, 3: jovem, 4: adulto 1 e 5: adulto 2. Legenda do boxplot como Figura 3.

A produção média de folhas entre 2001 e 2002, considerando plantas de todos os estádios, foi maior na Represa e igual no Quilombo e na Ferrovia. Possivelmente, o tempo de desenvolvimento das plantas é maior nas duas últimas áreas e menor na primeira. A variabilidade no número de folhas entre plantas de cada estádio influenciou a grande variação nas idades estimadas dos estádios (tempo que as plantas levaram para atingir certo número de folhas) (Tabela 3). Assumindo-se que a produção média de folhas é constante ao longo do tempo, a variabilidade nas idades dos indivíduos de mesmo estádio pode ser considerada como a variação na velocidade de desenvolvimento individual. A plântula que levou mais tempo para atingir o número de folhas em 2002 demorou cerca de 8 anos (Tabela 3). Essa pode ser considerada a idade máxima para plântulas e foi observada no Quilombo. De modo geral, parece que as plantas iniciam a reprodução com idades entre 10 e 20 anos. No entanto, os maiores jovens em todas as áreas provavelmente têm idades superiores à idade mínima de início da reprodução (Tabela 3).

Tabela 3 – Tempo em anos que uma planta demoraria a atingir o número de folhas médio (Nfolhas médio) e o número de folhas máximo (Nfolhas máximo) de cada estádio. Estimativa calculada com base no intervalo de 95% de confiança (IC) da média da produção de folhas no período de 2001 a 2002. O primeiro valor de cada célula corresponde ao tempo estimado pelo IC superior e o segundo, pelo IC inferior.

Estádio	Área	Nfolhas médio	Nfolhas máximo
Plântula	Represa	1,3 – 1,4	4,4 – 4,6
	Quilombo	1,6 – 1,8	8,0 – 8,7
	Ferrovia	2,2 – 2,5	5,5 – 6,2
Infante	Represa	2,9 – 3,0	6,2 – 6,6
	Quilombo	3,5 – 3,8	8,8 – 9,6
	Ferrovia	3,9 – 4,4	9,4 – 10,7
Jovem	Represa	4,8 – 5,0	11,2 – 11,8
	Quilombo	5,5 – 6,0	14,4 – 15,7
	Ferrovia	4,5 – 5,2	15,7 – 17,8
Adulto 1	Represa	9,7 – 10,3	15,5 – 16,4
	Quilombo	12,3 – 13,4	20,0 – 21,8
	Ferrovia	13,9 – 15,8	18,8 – 21,4
Adulto 2	Represa	9,9 – 10,5	19,3 – 20,3
	Quilombo	14,5 – 15,8	24,0 – 26,2
	Ferrovia	16,7 – 19,0	25,1 – 28,5

Discussão

Caracterização dos estádios

Os critérios utilizados para distinguir os estádios ontogenéticos raramente deixaram dúvidas ao categorizar as plantas em campo, mostrando-se de maneira geral bastante eficientes. Entretanto, em algumas situações a definição baseada apenas em critérios macromorfológicos qualitativos deixou margem para classificações duvidosas, principalmente no estágio infante. O critério “presença de pelo menos uma folha de formato intermediário entre inteiro e pinado” levou a inclusão de plantas com as seguintes características:

- presença de folhas inteiras e uma ou mais folhas de formato intermediário, representando plantas que passaram da fase de plântula para infante com o início da segmentação da(s) folha(s) mais nova(s). A eventual perda da(s) folha(s) de formato intermediário, por exemplo por predação, sugeriria que houve regressão de estágio, de infante para plântula. Isso ocorreu em 1 entre 91 plantas (1,1%) observadas nos anos 2000 e 2001 e em nenhum dos 88 infantes, entre 2001 e 2002. Apesar de acontecer raramente, a situação descrita acima também acarreta incerteza para a classificação das plântulas: se fôssemos nos basear apenas na classificação de 2001, o indivíduo citado seria identificado como plântula.
- presença de folhas de formato intermediário apenas, representando infantes típicos. Nessa situação não houve dificuldade em classificar os indivíduos.
- presença de folhas de formato intermediário e folhas pinadas, representando plantas que estavam passando para a fase jovem. A transição do formato intermediário para o pinado é gradual, sendo que cada folha que é produzida vai apresentando progressivamente um número maior de folíolos, bem como alterações na dimensão do folíolo apical. Devido à dificuldade em estabelecer visualmente a partir de quando uma folha pode ser considerada pinada, a perda de todas as folhas de formato intermediário mostrou-se um critério útil para distinguir infantes de jovens.

Para a caracterização dos estádios ontogenéticos pode ser mais adequado utilizar o aparecimento ou a perda de estruturas morfológicas (Gatsuk *et al.* 1980), dependendo da estrutura considerada e de outras características ligadas a ela. No caso do presente estudo, foi possível separar os infantes usando o critério da perda da última folha de formato intermediário, que resultou na separação de um grupo com características próprias e distinto dos demais estádios.

A distinção entre jovem e adulto 1, basicamente pela presença de estruturas reprodutivas no segundo, também poderia acarretar em erro em algumas situações. Observações de campo mostraram que algumas plantas podem iniciar a reprodução mesmo tendo altura muito pequena. É sabido que, mesmo em populações com fenologia reprodutiva anual, freqüentemente os indivíduos

apresentam intervalos irregulares entre as florações (Gatsuk *et al.* 1980). Não se pode ter certeza de que um indivíduo jovem, próximo ao limite superior da distribuição de alturas, nunca se reproduziu. O menor adulto 1 amostrado tinha apenas 27 cm de altura até a saída das folhas (70 cm até a ponta do broto) (Tabela 3). Isso acarreta que a altura reprodutiva mínima de *L. hoehnei*, parâmetro usado em muitos estudos para definir o estágio adulto (por exemplo em Svenning 1998), foi menor que a altura média dos jovens (Tabela 3). Portanto, é possível que uma parte dos indivíduos classificados como jovens já tenha se reproduzido alguma vez, o que leva a dificuldade em identificar transição para o estágio adulto 1.

No caso dos adultos 2, foram incluídas nesse estágio plantas com estipe visível que possuíam ou não estruturas reprodutivas. Plantas que não se reproduziram em nenhum dos anos de estudo, podem representar indivíduos senescentes. Segundo Gatsuk *et al.* (1980), a senescência pode ser caracterizada pela ausência de reprodução além da degeneração ou simplificação da estrutura dos indivíduos, em algumas espécies. A transição para o estágio adulto 2 envolve o crescimento integral das plantas bem como a exposição do estipe com o desprendimento das bainhas foliares, que acontece à medida que aumenta o comprimento do estipe.

Às vezes, a própria dificuldade em diferenciar os estádios pode representar fases de transição em que mudanças estruturais refletiriam alterações, por exemplo na fisiologia das plantas, como nos padrões de assimilação de compostos e alterações bioquímicas, que também podem estar relacionadas a mudanças ambientais (Souza *et al.* 2000, Gatsuk *et al.* 1980).

Apesar das limitações da classificação dos estádios baseada em critérios macromorfológicos, apresentadas acima, a análise das variáveis morfológicas evidenciou que os estádios representaram grupos de indivíduos com características morfométricas semelhantes dentro de cada grupo e diferentes entre os grupos. Algumas medidas morfológicas podem auxiliar a identificação dos estádios, em adição à distinção pelos critérios macromorfológicos das folhas, em situações onde esta última apresentar-se duvidosa. A distância entre o primeiro e o terceiro quartil pode ser usada para representar os limites morfométricos típicos de cada estágio, já que corresponde a 50% dos indivíduos e raramente houve sobreposição entre estádios diferentes (Figura 3).

Variação nos traços morfológicos

No decorrer do desenvolvimento de *L. hoehnei*, as plantas aumentaram em altura, em diâmetro na altura do solo e em número de folhas. Inicialmente, a segmentação das folhas ocorreu continuamente com o crescimento das folhas e das plantas. No entanto, quando as plantas atingiram um certo tamanho a segmentação estabilizou-se, possivelmente porque o próprio tamanho das folhas

tornou-se constante. A redução no tamanho do folíolo apical estava diretamente associada ao aumento no tamanho e na complexidade das folhas. Parece haver um limite para a segmentação das folhas, evidenciado pela estabilização no número de folíolos e na largura do folíolo apical a partir de um certo tamanho das plantas, que deve ser atingido no estágio adulto 2.

Chazdon (1991) sugeriu que a ontogenia revela uma série de características de desenvolvimento integradas, correlacionadas com o tamanho das plantas. A variação nos traços morfológicos de *Lytocaryum hoehnei*, ao longo da ontogenia, concordam com o padrão encontrado por Chazdon (1991) para espécies de *Geonoma*, ou seja, o tamanho e a complexidade na forma das folhas aumentaram com o tamanho das plantas.

Algumas relações alométricas costumam ser exploradas na tentativa de explicar os custos e os benefícios das estruturas morfológicas. As relações alométricas mais exploradas são entre a altura e o diâmetro (Rich *et al.* 1986) e entre características da copa e o diâmetro das plantas (Alves & Santos 2002). No caso de *L. hoehnei*, à medida que as plantas crescem em altura aumenta o seu número de folhas, o que leva a imaginar que talvez exista uma altura limite que as plantas podem atingir, já que o peso da copa tende a aumentar com a altura. Esse aumento de peso deve ser proporcional ao número de folhas, já que as folhas tendem a estabilizar o seu tamanho. O aumento no peso da copa deve ser balanceado, pelo menos até certo grau, pelo aumento no diâmetro, que varia positivamente com a altura e o número de folhas. No entanto, essa compensação parece não ser suficiente em algumas situações, visto que cerca de 40 % dos adultos 2 apresentaram estipe curvado (obs. pessoal).

Diferenças na alometria da altura e do diâmetro do caule indicam diferenças nas propriedades mecânicas do tecido do tronco, na margem de segurança contra falhas mecânicas e/ou peso da copa (Rich *et al.* 1986). Rich (1986) estudou as relações alométricas entre altura e diâmetro em duas espécies de palmeiras e sugeriu que elas eram capazes de crescer até estaturas de árvores por uma combinação de três fatores: 1) ter um diâmetro proporcionalmente grande nas fases iniciais do desenvolvimento, 2) aumentar a circunferência do estipe pela expansão celular e 3) aumentar a firmeza e força do tecido do estipe por meio de esclerificação. Essas condições também podem acontecer em *L. hoehnei*.

Apesar das medidas de altura e de diâmetro registradas no presente estudo possuírem fontes intrínsecas de viés, a relação entre elas foi significativa e relativamente forte. Uma fonte de viés referiu-se à camada de bainhas foliares persistentes, que compunha a medida do diâmetro na altura do solo. A segunda fonte correspondeu a própria medida de altura, efetuada desde o solo até a ponta do broto foliar ou folha mais nova, e incorporou a variabilidade na posição do broto.

A comparação do tamanho entre plantas de mesmo estágio evidenciou diferenças entre plântulas, jovens e adultos 1 localizados nas três populações. A menor altura das plântulas do Quilombo pode decorrer da maior contribuição proporcional das plantas ingressantes, enquanto a Ferrovia teve as maiores plântulas, porém nenhuma germinada entre 2001 e 2002. As diferenças entre as populações podem estar intimamente associadas à heterogeneidade ambiental.

Variação nas taxas de crescimento

A relação inversa entre a altura e o crescimento em altura, encontrada para plântulas e infantes em todas as áreas de estudo, pode refletir o tipo de investimento das plantas nos estágios iniciais da ontogenia. Plantas pequenas crescem mais, porém, a partir de certa altura, parece ser mais vantajoso para as plantas produzirem mais folhas ou aumentarem o tamanho das folhas. A relação inversa entre o número de folhas e o crescimento em altura, apresentada pelas plântulas no Quilombo, aponta para essa tendência. O crescimento em altura depende muito do contexto competitivo, sendo que aumentar a altura da copa só é vantajoso quando a densidade da folhagem em redor é grande, caso contrário é mais vantagem ter folhas mais baixas no gradiente vertical (Givnish 1982). De qualquer maneira, parece que o fato das plantas investirem na produção de folhas acaba acarretando o aumento da altura, evidenciado pela relação positiva entre o número de folhas produzidas e o crescimento em altura e pela relação positiva entre a produção de folhas e a altura, verificadas para plantas nas fases iniciais da ontogenia, em todas as áreas estudadas. A relação entre a produção de folhas e o crescimento em altura evidencia o crescimento contínuo e integrado característico das palmeiras (Chazdon 1991; Tomlinson 1990).

A associação entre o tamanho das plantas e as taxas de crescimento deve refletir a maneira como as plantas exploram os recursos luminosos, geralmente escassos quanto mais próximo do chão da floresta. Nas três espécies de palmeiras estudadas por Chazdon (1985, 1986), as plantas pequenas tiveram maior eficiência na interceptação da luz e maior área foliar total por biomassa da planta. Além de estar relacionado ao tamanho da planta, o investimento no crescimento em altura ou na produção de folhas deve estar associado ao tamanho e à forma das folhas produzidas (Givnish & Vermeij 1976; Parkhurst & Loucks 1972). Por sua vez, o tamanho e a forma das folhas dependem do ambiente a que elas estão expostas (Givnish & Vermeij 1976; Parkhurst & Loucks 1972).

A tendência significativa de aumento na taxa de produção de folhas com o aumento do tamanho das plantas, ao longo da ontogenia de *L. hoehnei*, verificada nas três áreas estudadas, está de acordo com o encontrado para outras palmeiras tropicais como *Chamaedorea tepejilote* (Oyama 1990), *Neodypsis decaryi* (Ratsirarson *et al.* 1996) e *Sabal palmetto* (McPherson & Williams 1996).

Influência da variação morfométrica na sobrevivência e no recrutamento

Os resultados apontaram para um padrão consistente em relação ao tamanho das plantas e o seu destino, ao longo de todo o desenvolvimento ontogenético de *L. hoehnei*. As plantas que morreram eram as mais baixas e com menos folhas e as que foram recrutadas para o estágio seguinte eram as mais altas e com mais folhas. Da mesma forma, as plantas que recém ingressaram nos estádios eram menores do que as que já estavam no estágio desde o ano anterior. À medida que as plantas maiores conseguem escapar da morte no estágio em que estão, têm maiores chances de serem recrutadas. Porém, como ingressam no estágio seguinte com um tamanho menor do que os indivíduos deste estágio, apresentam maior chance de morrer logo depois de recrutadas. O número de folhas parece ter um efeito maior do que a altura na sobrevivência das plantas em todas as fases da ontogenia, sendo a altura mais importante nos estádios iniciais.

O crescimento em altura foi pequeno nas plantas de todos os estádios. Plantas localizadas na Represa apresentaram uma tendência de aumentar o crescimento no decorrer da ontogenia. Entretanto, a maior média de crescimento em altura foi menor do que 5 cm entre 2001 e 2002. Não houve diferença no crescimento em altura entre plantas que sobreviveram e continuaram no mesmo estágio e aquelas que sobreviveram e foram recrutadas, com exceção dos jovens na Represa.

A taxa de produção de folhas foi maior nos adultos e igual nos demais estádios, nas três áreas estudadas. Os jovens de *L. hoehnei* que foram recrutados para o estágio adulto 1 apresentaram produção de folhas maior do que os que sobreviveram e não foram recrutados, em todas as áreas. Plantas dos outros estádios não apresentaram diferença no número de folhas produzidas entre plantas sobreviventes e recrutantes. Isto sugere que o aumento na taxa de produção de folhas pode estar associado com o início e a manutenção da atividade reprodutiva em *L. hoehnei*. Este possível limiar para o início da reprodução, ligado ao aumento na taxa de produção de folhas, não é tão evidente nas espécies de palmeiras com aumento gradual na produção de folhas ao longo da ontogenia, como por exemplo *Necodypsis decaryi* (Ratsirarson *et al.* 1996), *Astrocaryum mexicanum* (Piñero *et al.* 1986) e *Geonoma brevispatha* (Souza *et al.* 2003).

No presente estudo, optou-se por utilizar a taxa de produção de folhas para estimar o tempo que as plantas demorariam para atingir determinado tamanho, que representaria a idade associada a tal tamanho. Estimativas da idade das plantas e da duração dos estádios ontogenéticos geralmente baseiam-se na taxa de produção de folhas e no número de cicatrizes deixadas pelas folhas no estipe (Bullock 1980; Olmsted & Alvarez-Buylla 1995; Pinard 1993; Piñero *et al.* 1986; Ratsirarson *et al.* 1996). Apesar de de Steven *et al.* (1987) e Piñero *et al.* (1986) indicarem que a produção de folhas foi constante entre os anos para várias espécies de palmeiras, o mesmo não aconteceu no caso de *Prestoea*

montana (Lugo & Rivera Batlle 1987) e *Thrinax radiata* (Olmsted & Alvarez-Buylla 1995). Em *Neodypsis decaryi* (Ratsirarson *et al.* 1996) a taxa de produção de folhas dos adultos foi fortemente afetada por condições ambientais desfavoráveis.

As estimativas produzidas no presente estudo devem ser encaradas como a primeira aproximação às estimativas de idade de *L. hoehnei*, sendo que a possibilidade de haver variação entre anos e entre sítios de estudo, reforça a necessidade de realização de estudos de longo prazo. A grande variação na idade estimada para os estádios de *L. hoehnei* evidencia a variabilidade entre os indivíduos, que demoraram tempos diferentes para se desenvolver, e reforça a maior relevância da caracterização dos estádios ontogenéticos (idade biológica) ao invés da idade cronológica. Essa variação entre as plantas pode estar associada a fatores morfogênicos e ambientais.

O fato de que tanto o crescimento em altura como a produção de folhas não diferiu entre plantas sobreviventes e recrutantes, com exceção da transição para o estágio adulto, pode indicar que o recrutamento nas fases pré-reprodutivas responde a outros fatores, mais intrinsecamente relacionados à anatomia, morfologia e fisiologia das folhas, que controlam a segmentação foliar.

De maneira geral, o desenvolvimento das plantas no decorrer do ciclo vital foi similar nas três áreas estudadas. Os padrões encontrados podem indicar relações ontogenéticas mais arraigadas, enquanto padrões diferentes poderiam indicar situações de flexibilização do caminho ontogenético. Apesar de algumas tendências não se verificarem na Ferrovia, os resultados do presente estudo evidenciaram uma grande correspondência no desenvolvimento ontogenético entre as populações da reserva, indicando a existência de um caminho ontogenético preferencial em *L. hoehnei*. O fato de tratar-se de uma espécie endêmica restrita, encontrada tipicamente em ambientes de topos de morro na floresta ombrófila densa, pode estar relacionado com a especialização da ontogenia e com o desenvolvimento de um caminho ontogenético predominante. Entretanto, a crescente alteração dos habitats na região de ocorrência da espécie poderia levar ao estabelecimento de caminhos ontogenéticos alternativos cujo efeito sobre a conservação da espécie mereceria ser investigado.

Literatura Citada

- Alves, L. F.; Santos, F. A. M. 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology*. 18: 245-260.
- Bullock, S. H. 1980. Demography of an undergrowth palm in littoral Cameroon. *Biotropica*. 12: 247-255.
- Carvalho, R. M.; Martins, F. R.; Santos, F. A. M. 1999. Leaf ecology of pre-reproductive ontogenetic stages of the palm tree *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). *Annals of Botany*. 83: 225-233.
- Chazdon, R. L. 1985. Leaf display, canopy structure, and light interception of two understory palm species. *American Journal of Botany*. 72: 1493-1502.
- Chazdon, R. L. 1986. The costs of leaf support in understory palms: economy versus safety. *The American Naturalist*. 127: 9-30.

- Chazdon, R. L. 1991. Plant size and form in the understory palm genus *Geonoma*: are species variations on a theme? *American Journal of Botany*. 78: 680-694.
- de Steven, D.; Windsor, D. M.; Putz, F. E.; de León, B. 1987. Vegetative and reproductive phenologies of a palm assemblage in Panama. *Biotropica*. 19: 342-356.
- Gatsuk, L. E.; Smirnova, O. V.; Vorontzova, L. I.; Zaugolnova, L. B.; Zhukova, L. A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology*. 68: 675-696.
- Givnish, T. J. 1982. On the adaptive significance of leaf height in forest herbs. *The American Naturalist*. 120: 353-381.
- Givnish, T. J.; Vermeij, G. J. 1976. Sizes and shapes of liane leaves. *The American Naturalist*. 110: 743-778.
- Hutchings, M. J. 1997. The structure of plant populations. In M. J. Crawley (ed.). *Plant Ecology*. 2nd edition. Blackwell Science Ltd. Oxford. Pp. 325-358.
- Kluge, A. G. 1988. The characteristics of ontogeny. In C. J. Humphries (ed.). *Ontogeny and Systematics*. Columbia University Press. Nova York. Pp. 57-81.
- Lorenzi, H. (coord.). 1996. *Palmeiras no Brasil: nativas e exóticas*. Ed. Plantarum. Nova Odessa. 303p.
- Lugo, A. E.; Rivera Batlle, C. T. 1987. Leaf production, growth rate, and age of the palm *Prestoea montana* in the Luquillo Experimental Forest, Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology*. 3: 151-161.
- McGill, R.; Tukey, J. W.; Larsen, W. A. 1978. Variations of box plots. *The American Statistician*. 32: 12-16.
- McPherson, K.; Williams, K. 1996. Establishment growth of cabbage palm, *Sabal palmetto* (Arecaceae). *American Journal of Botany*. 83: 1566-1570.
- Olmsted, I.; Alvarez-Buylla, E. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications*. 5: 484-500.
- Oyama, K. 1990. Variation in growth and reproduction in the neotropical dioecious palm *Chamaedorea tepejilote*. *Journal of Ecology*. 78: 648-663.
- Parkhurst, D. F.; Loucks, O. L. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology*. 60: 505-537.
- Pinard, M. 1993. Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in an extractive reserve in Acre, Brazil. *Biotropica*. 25: 2-14.
- Piñero, D.; Martínez-Ramos, M.; Mendoza, A.; Alvarez-Buylla, E.; Sarukhán, J. 1986. Demographic studies in *Astrocaryum mexicanum* and their use in understanding community dynamics. *Principes*. 30: 108-116.
- Ratsirarson, J.; Silander, J. A., Jr.; Richard, A. F. 1996. Conservation and management of a threatened Madagascar palm species, *Neodypsis decaryi*, Jumelle. *Conservation Biology*. 10: 40-52.
- Rich, P. M. 1986. Mechanical architecture of arborescent rain forest palms. *Principes*. 30: 117-131.
- Rich, P. M.; Helenurm, K.; Kearns, D.; Morse, S. R.; Palmer, M. W.; Short, L. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 113: 241-246.
- Sarukhán, J.; Martínez-Ramos, M.; Piñero, D. 1984. The analysis of demographic variability at the individual level and its population consequences. In: Dirzo, R. & Sarukhán, J.(eds.). *Perspectives on Plant Population Ecology*. Sinauer Associates. Sunderland. Pp. 83-106.
- Smirnova, O. V.; Bobrovskii, M. V. 2001. Tree ontogeny and its reflection in the structure and dynamics of plant and soil covers. *Russian Journal of Ecology*. 32: 159-163. (traduzido de *Ekologiya* 32 (3): 177-181. 2001.)
- Smirnova, O. V.; Palenova, M. M.; Komarov, A. S. 2002. Ontogeny of different life forms of plants and specific features of age and spatial structure of their populations. *Russian Journal of Developmental Biology*. 33: 1-10. (traduzido de *Ontogenez* 33 (1): 5-15. 2002.)
- Souza, A. F.; Martins, F. R.; Matos, D. M. S. 2000. Detecting ontogenetic stages of the palm *Attalea humilis* in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Canadian Journal of Botany*. 78: 1227-1237.
- Souza, A. F.; Martins, F. R.; Bernacci, L. C. 2003. Clonal growth and reproductive strategies of the understory tropical palm *Geonoma brevispatha*: an ontogenetic approach. *Canadian Journal of Botany*. 81: 101-112.
- SPSS, Inc. 2000. *SYSTAT version 10, standard version*. SPSS Inc. Chicago, Ill.
- Statsoft, Inc. 2000. *STATISTICA for Windows [computer manual program]*. Version 5.5. Tulsa, OK.
- Svenning, J. C. 1998. The effect of land-use on the local distribution of palm species in an Andean rain forest fragment in northwestern Ecuador. *Biodiversity and Conservation*. 7: 1529-1537.
- Tomlinson, P. B. 1990. *The structural biology of palms*. Clarendon Press. Oxford.
- Zhukova, L. A.; Glotov, N. V. 2001. Morphological polyvariance of ontogeny in natural plant populations. *Russian Journal of Developmental Biology*. 32: 381-387. (traduzido de *Ontogenez* 32 (6): 455-461. 2001.)

CAPÍTULO 2 – Luz e a variação morfológica em populações de *Lytocaryum hoehnei* na Reserva Florestal do Morro Grande

Resumo

O presente estudo investigou as variações ontogenéticas na morfologia da palmeira endêmica *Lytocaryum hoehnei* relacionadas ao ambiente luminoso, de acordo com as seguintes questões: 1) o nível de exposição da copa das plantas à luz varia ao longo da ontogenia (segundo o grau de segmentação foliar, os estádios e o tamanho das plantas)? e 2) como varia a altura e o número de folhas entre plantas de mesmo estágio com diferentes níveis de exposição da copa à luz? Foram amostradas todas as plantas que ocorreram em 12 parcelas de 50 x 50 m em três áreas de ocorrência da espécie na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP, em 2001 e 2002. Foi estimado para cada indivíduo o índice de iluminação da copa (IIC), que categoriza a fonte e a quantidade relativa de luz que chega até a copa das plantas. A exposição da copa aumentou no decorrer da ontogenia, indicando uma diminuição na tolerância à sombra com o desenvolvimento das plantas. De maneira geral, não houve diferença no tamanho entre plantas de mesmo estágio expostas a diferentes níveis de luz, indicando que outros traços mais sensíveis à luz, como a morfologia das folhas e os traços da copa, podem ser importantes para garantir a eficiência fotossintética das plantas em diferentes condições de luz. A maior altura dos infantes recém recrutados, em situações de iluminação intermediária, corroborou a previsão decorrente do modelo econômico para o tamanho das folhas. A morfologia das folhas e a arquitetura da copa favoreceram o desenvolvimento das plantas no sub-bosque da floresta: as mudanças ontogenéticas na morfologia das folhas de *L. hoehnei*, de inteiras para pinadas, devem representar uma redução dos custos de suporte com o aumento do tamanho das folhas. O aumento da complexidade na forma das folhas parece representar um ajuste contínuo, tornando as folhas de *L. hoehnei* mais eficientes no ambiente progressivamente mais iluminado. A espécie demonstra ter ampla gama de possibilidades de explorar o ambiente luminoso, indicada pela capacidade de reprodução sob condições sombreadas e expostas ao sol.

Abstract

The present study has investigated ontogenetic variations in the morphology of the endemic palm *Lytocaryum hoehnei* due to different lighting environments, according to the questions: 1) does the degree of crown exposure vary during ontogeny, represented by degree of leaf segmentation, stage, and plant size? 2) how do height and leaf number vary among plants of the same stage, whose crowns are exposed to different light index? Plants from three sites in the Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP, were sampled in 12 plots (50 x 50 m) in 2001 and 2002. The crown illumination index was recorded for each plant. The index scores the source and relative amount of crown lighting. The crown exposure increased during ontogeny, suggesting a decrease in shade tolerance with palm development. Generally, plants of the same stage under different lighting levels had similar size, indicating that greater photosynthesizing efficiency could be attained by controlling plant traits more sensitive to light variations, such as leaf morphology and crown traits. Leaf morphology and crown architecture favoured palm development: ontogenetic shifts in leaf morphology, from entire to pinnate leaves, should result in decreasing costs for leaf support with increasing leaf size. The increase of complexity in leaf form seems to represent a continual growth and adjustment to the environment's increased lighting. *L. hoehnei* seems to be adapted to a wide range of light environments in forest understory, denoted by the presence of reproductive individuals in deeply shaded to light-exposed sites.

Introdução

A heterogeneidade nas condições do dossel é a principal fonte de variação micro-ambiental nas florestas tropicais, afetando diretamente a intensidade e a qualidade da luz que atinge os estratos inferiores da floresta (Svenning 2001). Pequenas variações nas condições luminosas podem ter um grande impacto na fotossíntese, o que pode limitar o desenvolvimento das plantas no sub-bosque (Chazdon 1986b; Givnish 1982; Swaine 1996).

No caso das palmeiras tropicais já estudadas, a resposta à luz é variável, com os indivíduos podendo adaptar sua anatomia, morfologia e fisiologia às condições luminosas do ambiente (Svenning 2001). O acúmulo de biomassa não fotossintetizante e o aumento do auto-sombreamento provavelmente determinam o aumento na necessidade de luz à medida que as plantas crescem (Hogan 1986). A tolerância à sombra, entendida como o grau de sombreamento que pode garantir a persistência dos indivíduos, permitindo sua sobrevivência, crescimento e reprodução, resulta da interação entre aspectos morfológicos e fisiológicos (Chazdon 1986c). De maneira geral, a tolerância à sombra diminui ao longo da ontogenia, à medida que os custos estruturais aumentam desproporcionalmente com o tamanho das folhas e da planta como um todo (Givnish 1982). Esse padrão foi verificado nas palmeiras de sub-bosque estudadas por Chazdon (1985): apesar da capacidade de interceptação da luz ter aumentado com o tamanho das plantas, esse aumento se deu numa taxa menor do que o aumento da biomassa da copa e, portanto, a eficiência na interceptação da luz diminuiu com o aumento do tamanho da copa. Dessa forma, plantas menores tiveram maior eficiência na interceptação da luz, menor custo de suporte das folhas e maior área foliar total por biomassa da planta, conferindo maior tolerância à sombra (Chazdon 1985, 1986a,c). Segundo a autora, a habilidade dos indivíduos de algumas espécies para reproduzir enquanto ainda têm tamanho pequeno cria o potencial evolutivo para a adaptação à sombra. A adaptação à sombra pode ser encarada como uma questão de proporcionalidade, com o tamanho da planta na maturidade reprodutiva determinando o grau de sombreamento que pode ser explorado pela espécie (Chazdon 1986c).

Em geral, a heterogeneidade no ambiente luminoso influencia todos os aspectos da performance individual em palmeiras, como sobrevivência, crescimento, estabelecimento e fecundidade (Svenning 2001). Em *Geonoma macrostachys* var. *macrostachys* tanto a probabilidade de estar fértil, como o número e o tamanho das inflorescências aumentaram com o aumento da iluminação da copa (Svenning 2002). Em espécies de sub-bosque as plântulas podem ser particularmente afetadas pela solarização (ou insolação: estresse por falta d'água e alta iluminação), pela inibição da fotossíntese e pela destruição de cloroplastos em situações de alta incidência luminosa (Chazdon

1986b; Svenning 2001, 2002). Contrariamente, mesmo espécies de palmeiras bastante tolerantes à sombra podem ser limitadas pela falta de luz. Um exemplo foi descrito por Chazdon (1986b) que observou que plântulas de *Asterogyne martiana*, *Geonoma cuneata* e *G. congesta* que cresciam nas bordas de clareiras apresentavam maiores taxas de produção de folhas, eram mais altas e tinham folhas maiores do que as plântulas que cresciam no sub-bosque fechado.

A variação morfométrica entre indivíduos de um mesmo estágio está relacionada com a sua capacidade de desenvolvimento. Por exemplo, as plantas maiores podem ter maior capacidade competitiva enquanto as menores podem estar suprimidas e mais propensas à morte (Capítulo 1; Givnish 1982). Nesse sentido, a heterogeneidade nas condições luminosas pode influenciar a dinâmica de populações de palmeiras de sub-bosque, à medida que exerce influência na morfometria das plantas (Martínez-Ramos *et al.* 1988; Svenning 2002). Em *Geonoma macrostachys* var. *macrostachys*, Svenning (2002) observou os efeitos da cobertura do dossel na performance individual, que limitou fortemente a taxa de crescimento populacional. A população apresentou a tendência de diminuir seu tamanho sob baixa iluminação permanente, sendo capaz de persistir, mas declinando gradualmente, em ambientes muito sombreados e desfavoráveis. Contrariamente, em condições de média/alta iluminação, a tendência foi de aumento no tamanho populacional (Svenning 2002).

Parkhurst & Loucks (1972) apresentaram um modelo que propõe que o tamanho ótimo da folha, num dado ambiente, é o tamanho que produz a máxima eficiência no uso da água (razão fotossíntese/transpiração). Este modelo foi aprimorado por Givnish & Vermeij (1976), que propuseram o modelo econômico para o tamanho da folha, que se baseia na diferença (e não na razão) entre o ganho fotossintético e o custo da transpiração. De acordo com este modelo, em condições métricas, espera-se encontrar folhas pequenas nas regiões sombreadas próximas ao chão da floresta. À medida que aumenta a luminosidade, até níveis intermediários semelhantes ao do estrato médio da floresta, folhas grandes são mais favoráveis. Em situações de alta iluminação, no entanto, o modelo prevê que folhas menores são as mais vantajosas. De acordo com o modelo econômico espera-se que, em ambientes com níveis intermediários de luz, as plântulas iniciem a segmentação depois que suas folhas atinjam um tamanho relativamente maior do que o tamanho das folhas de plântulas localizadas em sítios sombreados ou totalmente expostos ao sol.

O presente estudo pretendeu investigar a variação espacial na morfometria de *L. hoehnei* e sua relação com a luz, conforme as seguintes questões:

- 1) o nível de exposição da copa das plantas à luz varia ao longo da ontogenia, em três áreas de ocorrência da espécie? Mais especificamente: a) o índice de iluminação da copa das plantas

- depende do grau de segmentação foliar? b) o índice de iluminação da copa é igual em todos os estádios? c) o índice de iluminação da copa está relacionado com o tamanho das plantas?
- 2) como varia a altura e o número de folhas entre plantas de mesmo estádio com diferentes níveis de exposição da copa à luz, nas três áreas? Qual a diferença de altura entre infantes recém recrutados expostos a diferentes níveis de iluminação da copa, nessas áreas? Assumindo que o tamanho das folhas das plântulas varia positivamente com a altura das plantas (tendência marginalmente significativa: $p=0,058$, $n=31$), uma decorrência do modelo econômico (Givnish & Vermeij 1976) é a previsão de que a altura das plantas que iniciam a segmentação foliar deve ser maior quando elas estão em ambientes com iluminação intermediária entre as condições sombreadas e as de total exposição ao sol.

Metodologia

O presente estudo foi realizado na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP, localizada entre as coordenadas 23°39'S e 23°48'S, e 46°47'W e 46°55'W. Foram selecionadas para o estudo três áreas de ocorrência de *L. hoehnei* na reserva, distantes cerca de 4 km entre si (Figura 1). Em cada área, foram amostradas as plantas localizadas em quatro parcelas de 50 x 50 m (Figura 1). Nesses três hectares, plantas de todos os estádios (Capítulo 1) foram marcadas e medidas quanto a altura, desde o solo até a região de saída das folhas, e contado o número de folhas, em 2001 e 2002. Em julho de 2002 foi estimado o índice de iluminação da copa (IIC) para cada indivíduo, por dois observadores diferentes. Esse índice categoriza a fonte – de onde está vindo a luz direta que ilumina a copa – e a quantidade relativa de luz que chega na copa de cada planta (Clark & Clark 1992): 5 – copa totalmente exposta à luz vertical e lateral, dentro da região correspondente aos 90° do cone invertido que engloba a copa; 4 – luz total bem acima da copa, $\geq 90\%$ da projeção vertical da copa exposta à luz vertical, luz lateral bloqueada dentro de parte ou de toda a região dos 90° do cone invertido que engloba a copa; 3 – 10 a 90% da projeção vertical da copa exposta à luz vertical; 2,5 a 1,5 – menos de 10% da projeção vertical da copa exposta à luz vertical, copa iluminada lateralmente: 2,5 – alta iluminação lateral, copa exposta a pelo menos uma abertura grande do dossel ou a múltiplas aberturas de tamanho médio; 2 – média iluminação lateral, situação intermediária entre alta e baixa iluminação lateral; 1,5 – baixa iluminação lateral, copa não está exposta a nenhuma abertura grande ou média do dossel, apenas a aberturas pequenas; 1 – copa não recebe iluminação direta vertical ou lateral. Na análise dos dados foi utilizado o valor médio das duas observações do IIC, sendo que este valor foi aproximado para corresponder às categorias originais, por exemplo: se a média de IIC era 1,3 ela foi aproximada para 1,5.

Com o intuito de analisar como variou o nível de exposição da copa das plantas ao longo da ontogenia, foram realizados testes de qui-quadrado para investigar se a frequência relativa de plantas com diferentes índices de iluminação da copa era independente do grau de segmentação das folhas e do estágio dos indivíduos (Capítulo 1; Zar 1996). A análise por grau de segmentação foliar representou a seqüência no desenvolvimento das folhas e a divisão das categorias foi a seguinte: folhas inteiras corresponderam aos indivíduos no estágio de plântula, folhas de formato intermediário incluíram os infantes e folhas pinadas corresponderam aos jovens e adultos. As análises foram realizadas no programa Stats Direct versão 1.9.8 (CamCode 2001).

Foram realizadas análises de correlação não paramétricas para explorar se o índice de iluminação da copa (IIC) estava relacionado à altura e ao número de folhas das plantas, por meio do coeficiente de correlação Gamma no programa Statistica versão 5.5 (Statsoft 2000). As análises foram realizadas com os dados de todas as áreas, em conjunto e separadamente.

Foram construídos boxplots entalhados para comparar a altura e o número de folhas entre plantas de mesmo estágio que possuíam índices de iluminação da copa diferentes, no programa SYSTAT versão 10 (SPSS 2000). Como esse tipo de boxplot representa os limites do intervalo de confiança da mediana, ele pode ser usado para visualizar diferenças significativas entre grupos (McGill *et al.* 1978). Foram comparadas as medidas entre plantas que ingressaram em determinado estágio entre 2001 e 2002 e aquelas que já estavam naquele estágio em 2001. Foram feitos gráficos para as plantas de todas as áreas, em conjunto e separadamente.

Resultados

Foram amostrados 3714 indivíduos nas três áreas estudadas (Tabela 1).

Tabela 1 – Número de indivíduos por estágio nas três áreas.

	Represa	Quilombo	Ferrovia
Plântula	513	768	132
Infante	176	134	76
Jovem	960	242	167
Adulto	408	115	23

A maioria dos indivíduos de todos os estágios apresentou índice de iluminação da copa entre 1,5 e 2, indicando que menos de 10 % da copa recebia luz direta vertical, além de baixa a média iluminação direta lateral. Somente quatro plântulas (uma na Represa e três no Quilombo) e um

infante (na Represa) apresentaram IIC igual a 1,0 e foram excluídos das análises de qui-quadrado. A exposição da copa apenas à luz difusa caracteriza o IIC igual a 1,0, o que distingue esta categoria de todas as demais e, portanto, não justificaria a união das classes de IIC igual a 1,0 e 1,5 nas análises. A baixa ocorrência de indivíduos com IIC igual a 3,0 e 4,0 (1,42% e 0,26% do total de plantas, respectivamente) justificou a união dessas duas categorias nas análises de qui-quadrado, representando uma classe composta por plantas com mais de 10 % da copa exposta à luz direta vertical. Nenhum indivíduo apresentou IIC igual a 5.

Os resultados indicaram que as copas das plantas estavam posicionadas em ambientes progressivamente mais iluminados no decorrer da ontogenia (Tabelas 2 e 3). O número de plantas com diferentes níveis de iluminação da copa dependeu do grau de segmentação das folhas, em cada área e quando considerados todos os dados conjuntamente, sendo que algumas categorias individualmente influenciaram mais fortemente essa dependência (Tabela 2). Os resultados para a reserva como um todo evidenciaram um padrão geral encontrado em todas as áreas:

- do total de plantas com IIC igual a 1,5 havia mais plantas com folhas inteiras e menos plantas com folhas pinadas do que o esperado;
- do total de plantas com IIC igual a 2,0, 2,5 e 3,0-4,0 havia menos plantas com folhas inteiras e mais plantas com folhas pinadas do que o esperado.

Da mesma forma como na análise anterior, o número de plantas com diferentes níveis de iluminação da copa dependeu do estágio dos indivíduos em todas as populações e na reserva como um todo, com algumas categorias influenciando mais fortemente essa dependência (Tabela 3). Foi possível perceber que, dentre as plantas com folhas pinadas, os adultos foram os maiores responsáveis pela dependência às condições mais iluminadas. Os resultados para a reserva como um todo evidenciaram um padrão geral encontrado em todas as áreas:

- do total de plantas com IIC igual a 1,5 havia mais plântulas e menos adultos do que o esperado;
- do total de plantas com IIC igual a 2,0, 2,5 e 3,0-4,0 havia menos plântulas e mais adultos do que o esperado.

Tabela 2 – Resultado do teste de independência entre o número de indivíduos por grau de segmentação das folhas (inteira, intermediária e pinada) e o índice de iluminação da copa (IIC). Resultados para cada área individualmente e para o conjunto de plantas de todas as áreas (Reserva). gl: graus de liberdade; p: nível descritivo. $\chi^2_c = 12,59$. Valores em negrito indicam os χ^2 que exerceram maior influência no cálculo do χ^2 total.

IIC	Frequência	Reserva			Represa			Quilombo			Ferrovia		
		Inteira	Intermediária	pinada	Inteira	Intermediária	pinada	Inteira	Intermediária	pinada	inteira	intermediária	pinada
1,5	Observada	1053	240	879	388	115	684	576	76	111	89	49	84
	Esperada	882,24	217,2	1072,56	314,27	99,48	773,25	489,47	75,3	198,22	75,1	41,97	104,93
	χ^2	33,05	2,39	34,93	17,3	2,42	10,3	15,3	0,00645	38,38	2,57	1,18	4,17
2	Observada	458	130	807	154	56	570	262	51	158	42	23	79
	Esperada	566,63	139,5	688,87	206,51	65,37	508,11	302,15	46,48	122,36	48,72	27,22	68,06
	χ^2	20,83	0,65	20,26	13,35	1,34	7,54	5,34	0,44	10,38	0,93	0,66	1,76
2,5	Observada	56	15	177	13	4	95	38	8	60	5	3	22
	Esperada	100,73	24,8	122,47	29,65	9,39	72,96	68	10,46	27,54	10,15	5,67	14,18
	χ^2	19,87	3,87	24,28	9,35	3,09	6,66	13,24	0,58	38,26	2,61	1,26	4,31
3 e 4	Observada	9	3	53	1	1	19	8	1	29	0	1	5
	Esperada	26,4	6,5	32,1	5,56	1,76	13,68	24,38	3,75	9,87	2,03	1,13	2,84
	χ^2	11,47	1,88	13,61	3,74	0,33	2,07	11	2,02	37,06	2,03	0,02	1,65
		$\chi^2 = 187,1$			$\chi^2 = 77,49$			$\chi^2 = 172$			Qui-quadrado = 23,14		
		gl = 6	p < 0,001		gl = 6	p < 0,001		gl = 6	p < 0,001		gl = 6	p < 0,001	

Tabela 3 – Resultado do teste de independência entre o número de indivíduos por estádio e o índice de iluminação da copa (IIC). Resultados para cada área individualmente e para o conjunto de plantas de todas as áreas (Reserva). gl: graus de liberdade; p: nível descritivo. $\chi^2_c = 21,03$. Valores em negrito indicam os χ^2 que exerceram maior influência no cálculo do χ^2 total.

a) Reserva

IIC	Frequência	Plântula	Infante	Jovem	Adulto 1	Adulto 2
1,5	Observada	1053	240	728	40	111
	Esperada	882,24	217,2	766,92	89,01	216,64
	χ^2	33,05	2,39	1,97	26,98	51,51
2	Observada	458	130	535	85	187
	Esperada	566,63	139,5	492,56	57,17	139,14
	χ^2	20,83	0,65	3,66	13,55	16,46
2,5	Observada	56	15	83	27	67
	Esperada	100,73	24,8	87,57	10,16	24,74
	χ^2	19,87	3,87	0,24	27,89	72,21
3 e 4	Observada	9	3	24	7	22
	Esperada	26,4	6,5	22,95	2,66	6,48
	χ^2	11,47	1,88	0,05	7,06	37,14
$\chi^2 = 352,74$		gl = 12		p < 0,001		

b) Represa

IIC	Frequência	Plântula	Infante	Jovem	Adulto 1	Adulto 2
1,5	Observada	388	115	559	31	94
	Esperada	314,27	99,48	542,63	65,57	165,05
	χ^2	17,3	2,42	0,49	18,22	30,58
2	Observada	154	56	355	69	146
	Esperada	206,51	65,37	356,57	43,09	108,46
	χ^2	13,35	1,34	0,00693	15,59	13
2,5	Observada	13	4	35	14	46
	Esperada	29,65	9,39	51,2	6,19	15,57
	χ^2	9,35	3,09	5,13	9,87	59,45
3 e 4	Observada	1	1	11	2	6
	Esperada	5,56	1,76	9,6	1,16	2,92
	χ^2	3,74	0,33	0,2	0,61	3,25
$\chi^2 = 207,32$		gl = 12		p < 0,001		

c) Quilombo

IIC	Frequência	Plântula	Infante	Jovem	Adulto 1	Adulto 2
1,5	Observada	576	76	91	4	16
	Esperada	489,47	75,3	134,55	14,95	48,73
	χ^2	15,3	0,00645	14,1	8,02	21,98
2	Observada	262	51	111	9	38
	Esperada	302,15	46,48	83,06	9,23	30,08
	χ^2	5,34	0,44	9,4	0,00566	2,09
2,5	Observada	38	8	32	9	19
	Esperada	68	10,46	18,69	2,08	6,77
	χ^2	13,24	0,58	9,47	23,08	22,1
3 e 4	Observada	8	1	9	5	15
	Esperada	24,38	3,75	6,7	0,74	2,43
	χ^2	11	2,02	0,79	24,32	65,15
$\chi^2 = 248,4$		gl = 12		p < 0,001		

Tabela 3 - Continuação

d) Ferrovia

IIC	Freqüência	Plântula	Infante	Jovem	Adulto 1	Adulto 2
1,5	Observada	89	49	78	5	1
	Esperada	75,1	41,97	92,22	8,84	3,87
	χ^2	2,57	1,18	2,19	1,67	2,12
2	Observada	42	23	69	7	3
	Esperada	48,72	27,22	59,82	5,73	2,51
	χ^2	0,93	0,66	1,41	0,28	0,1
2,5	Observada	5	3	16	4	2
	Esperada	10,15	5,67	12,46	1,19	0,52
	χ^2	2,61	1,26	1	6,59	4,18
3 e 4	Observada	0	1	4	0	1
	Esperada	2,03	1,13	2,49	0,24	0,1
	χ^2	2,03	0,02	0,91	0,24	7,68
$\chi^2 = 39,62$		gl = 12		p < 0,001		

A exposição da copa das plantas à luz aumentou com o aumento da altura e do número de folhas no decorrer do desenvolvimento, em cada área e também quando elas foram consideradas conjuntamente (Tabela 4). A relação entre o tamanho das plantas e o índice de iluminação da copa também foi investigada em cada estádio, sendo que a mesma tendência foi observada, com mais evidência nos jovens e adultos 2. As únicas exceções foram encontradas para as plântulas, onde os indivíduos que germinaram no período entre 2001 e 2002 apresentaram a tendência significativa de serem mais baixas ($G = -0,25$ e $G = -0,37$ na reserva como um todo e no Quilombo, respectivamente) e terem menos folhas ($G = -0,73$ na Represa) quanto maior o índice de iluminação de suas copas.

Tabela 4 - Análise de correlação Gamma entre a altura em 2002 e o índice de iluminação da copa (Altura x IIC) e entre o número de folhas em 2002 e o índice de iluminação da copa (Nfolhas x IIC). Resultados para cada área individualmente e para o conjunto de plantas de todas as áreas (Reserva). N: número de indivíduos comparados; G: valor do coeficiente de correlação Gamma; p: nível descritivo.

	Altura x IIC				Nfolhas x IIC			
	Reserva	Represa	Quilombo	Ferrovia	Reserva	Represa	Quilombo	Ferrovia
N	3879	2096	1381	401	3881	2102	1376	402
G	0,29	0,32	0,36	0,24	0,32	0,34	0,42	0,19
P	0	0	0	< 0,0001	0	0	0	< 0,0001

A variação da altura e do número de folhas entre plantas de mesmo estádio com diferentes níveis de exposição da copa à luz foi muito similar nas três áreas, cujos padrões puderam ser sintetizados em gráficos do conjunto dos dados (Figura 2 a 5). A separação por tempo de ingresso nos estádios evidenciou que, na maior parte das vezes, o padrão encontrado para as plantas que já estavam nos estádios em 2001 representou o padrão de todas as plantas, ou seja, do conjunto das plantas ingressantes e mais antigas no estádio. De maneira geral, as plantas ingressantes eram mais

baixas e tinham menos folhas do que as que estavam no estádio há pelo menos um ano, independente do nível de iluminação da copa. Em muitos casos, não houve diferença na altura e no número de folhas entre plantas de mesmo estádio com diferentes graus de exposição da copa à luz. As situações que divergiram dos padrões gerais são as seguintes:

- no Quilombo, os adultos 2 mais baixos e com menos folhas foram aqueles com IIC igual a 1,5 e 4,0, enquanto os jovens com IIC igual a 1,5 foram menores que os demais;
- das plantas ingressantes no estádio infante, aquelas com IIC igual a 2,5 foram as mais altas em todas as áreas (Figura 3);
- as plântulas ingressantes no Quilombo com IIC igual a 2,5 tiveram altura menor que as demais ingressantes;
- do total de plântulas, as com o menor e o maior número de folhas foram aquelas com IIC igual a 1,0 e 2,5, respectivamente (Figura 2);
- na Represa, dentre as plântulas mais antigas, as mais altas e com mais folhas eram aquelas com IIC igual a 2,5;
- dentre os adultos 2 ingressantes, aqueles com IIC igual a 2,0 foram os que tiveram mais folhas (Figura 5).

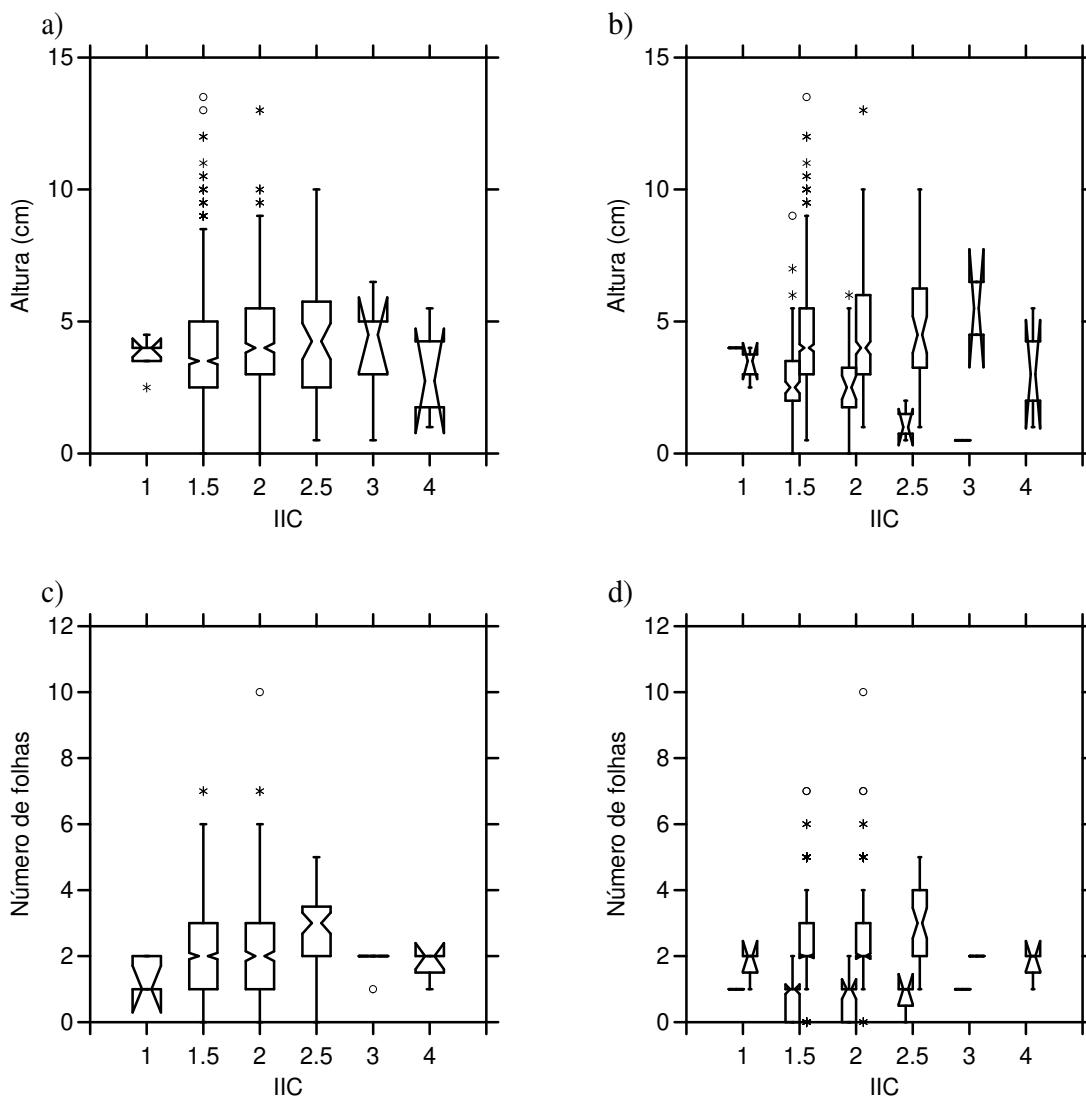


Figura 2 – Distribuição da variação da altura e do número de folhas das plântulas no ano 2002 segundo o índice de iluminação da copa (IIC), considerando dados das três populações. Gráficos a e c apresentam dados sem a separação pela época de ingresso no estádio. Gráficos b e d apresentam dados separados pelo tempo de ingresso no estádio: primeira caixa de cada grupo corresponde às plantas que ingressaram no estádio entre 2001 e 2002; segunda caixa representa as plantas que já pertenciam ao estádio em 2001. Porção mais estreita dentro da caixa representa a mediana; limites do entalhe da caixa indicam o intervalo de confiança da mediana; limites inferior e superior da caixa mostram o primeiro e o terceiro quartis, respectivamente; barras verticais apontam os valores mínimo e máximo; * representa os “outliers”; o indica valores extremos.

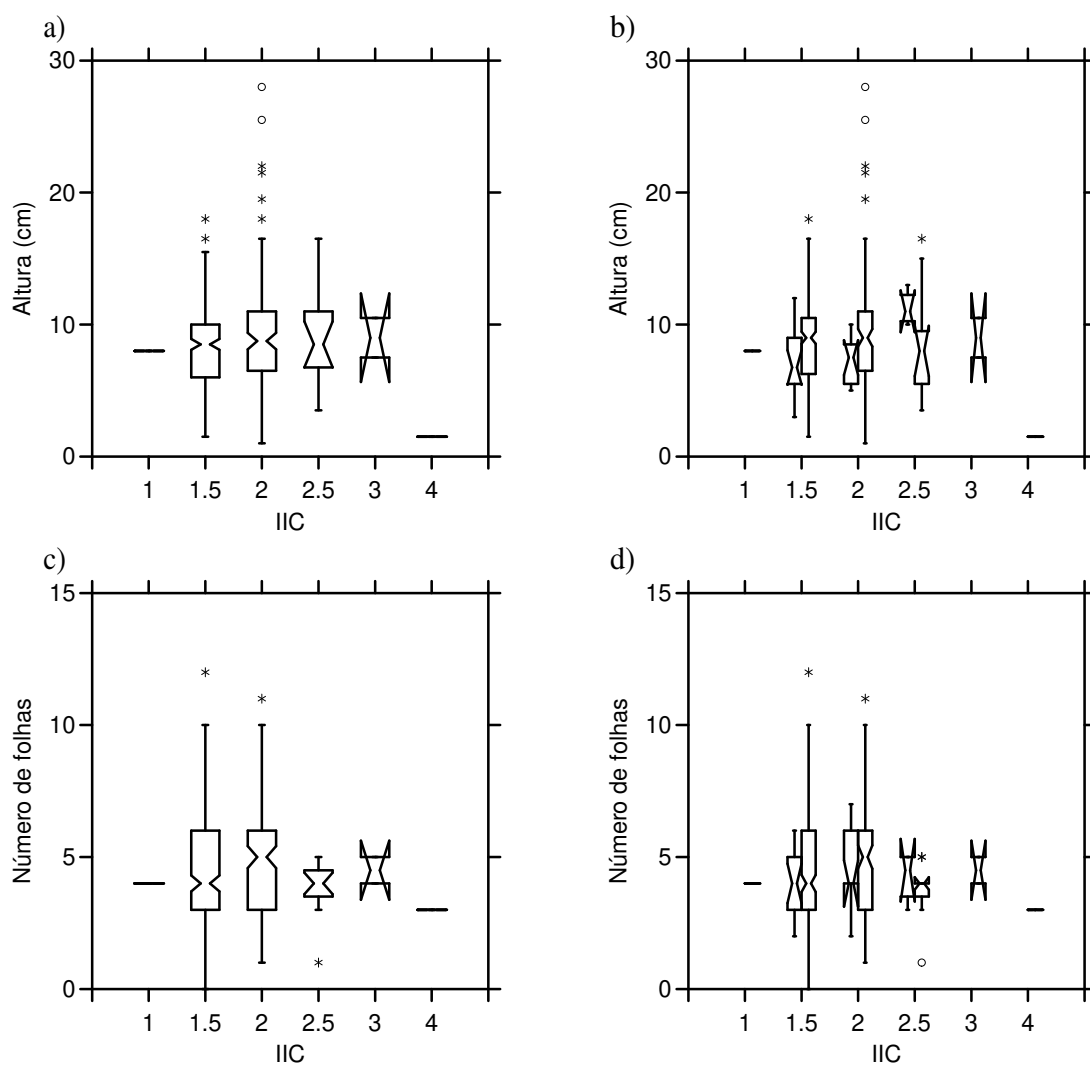


Figura 3 – Distribuição da variação da altura e do número de folhas de infantes no ano 2002 segundo o índice de iluminação da copa (IIC), considerando dados das três populações. Legenda como na Figura 2.

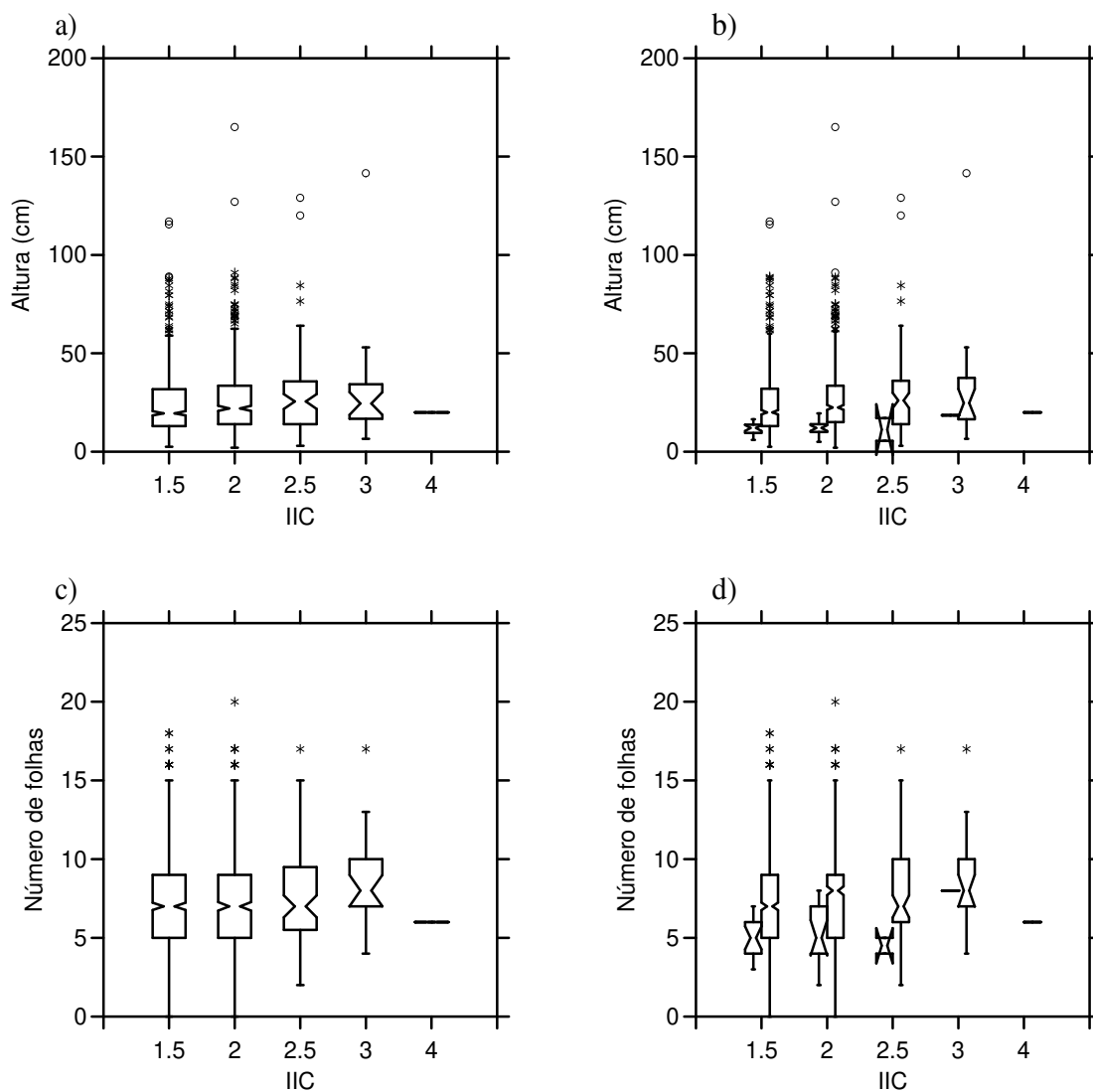


Figura 4 – Distribuição da variação da altura e do número de folhas de jovens no ano 2002, segundo o índice de iluminação da copa (IIC), considerando dados das três populações. Legenda como na Figura 2.

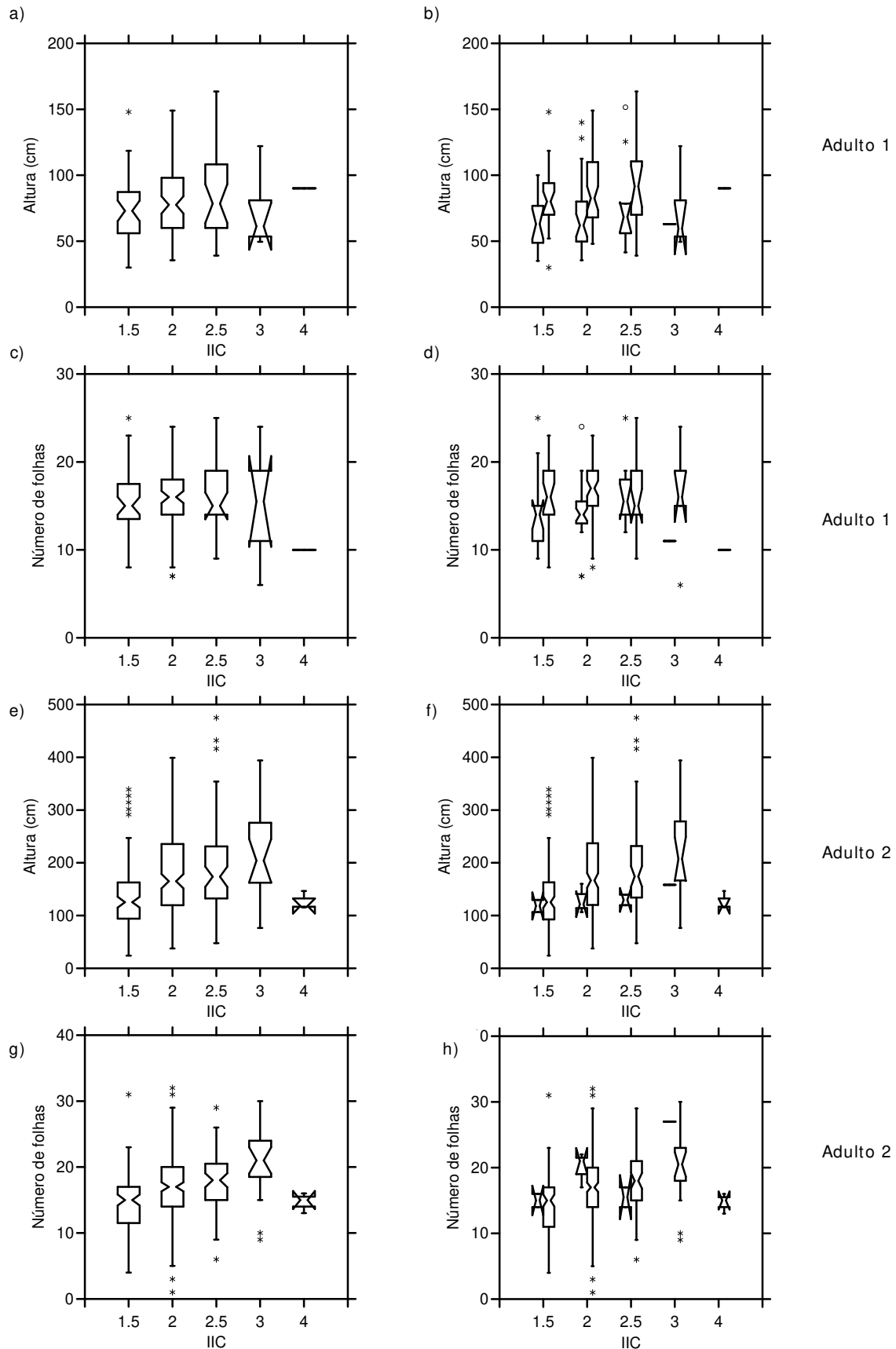


Figura 5 – Distribuição da variação da altura e do número de folhas de adultos em 2002 segundo o índice de iluminação da copa (IIC), considerando dados das três populações. Legenda como Figura 2.

Discussão

A escassez de plantas em condições totalmente sombreadas, cuja copa não recebia luz direta vertical ou lateral (IIC igual a 1,0), e o fato das poucas plantas nessas condições serem dos estádios iniciais, sugere que *Lytocaryum hoehnei* pode ser capaz de germinar em tais condições, porém deve posicionar sua copa em ambientes mais iluminados para poder sobreviver e se desenvolver. A espécie parece ter ampla gama de possibilidades de explorar o ambiente luminoso pois se reproduz em situações sombreadas e expostas ao sol. A baixa frequência de plantas com mais de 10 % da copa exposta à luz vertical (IIC \geq 3,0) evidencia que as plantas dessa espécie podem completar seu ciclo de vida sob condições de baixa exposição à luz. Em *L. hoehnei* a maturidade reprodutiva foi atingida mesmo em condições muito sombreadas no sub-bosque, representadas pelo IIC igual a 1,5. Clark *et al.* (1993) compararam o índice de iluminação da copa com o fator global de sítio (GSF), que por sua vez é uma estimativa da porcentagem da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) que atinge um determinado sítio, comparada ao tanto que atinge outro sítio totalmente exposto à luz solar. Nesse sentido, o IIC igual a 1,5 equivale a apenas 1,4 % da iluminação em céu aberto. Svenning (2000) estudou a distribuição das espécies de sub-bosque em uma floresta tropical equatoriana e encontrou que a maior parte dos indivíduos ocorria em microsítios muito sombreados. No entanto, as plantas estavam localizadas em sítios mais iluminados do que a média de exposição de pontos dispostos sistematicamente no sub-bosque da floresta (Svenning 2000).

Mais de 90 % das plantas amostradas encontravam-se em ambientes com iluminação lateral variável e menos de 10 % da copa exposta à luz direta vertical (IIC entre 1,5 e 2,5). Sterck *et al.* (1999) também encontraram que a maior parte dos jovens de quatro espécies arbóreas em uma floresta tropical úmida na Costa Rica estava exposta a vários níveis de iluminação lateral (IIC entre 1,5 e 2,5), enquanto os poucos indivíduos que tiveram mais de 10 % da copa exposta à luz direta vertical, apresentaram essa condição por poucos anos. Segundo Chazdon (1985), a maior parte da radiação disponível para a vegetação próxima ao chão da floresta vem diretamente de cima, enquanto em alguns microambientes, como bordas de clareiras, grande parte dessa radiação vem da iluminação lateral. As classes de IIC igual a 1,5 e 2,0 representam uma disponibilidade de luz similar, correspondendo a 1,4 % e 1,7 %, respectivamente, da iluminação em céu aberto (Clark *et al.* 1993) sendo provável que exerçam influência similar no desenvolvimento das plantas. Quanto mais sombreado o ambiente, maior a importância relativa dos “sunflecks”, que podem contribuir com mais de 60 % do ganho diário de carbono (Chazdon 1986b), porém representam um recurso variável no tempo e no espaço (Chazdon & Fetcher 1984).

O IIC igual a 2,5 representa 4,5 % da luz em céu aberto (Clark *et al.* 1993) e parece corresponder exatamente aos ambientes de borda de clareira onde a iluminação lateral contribui com a maior fração da radiação fotossinteticamente ativa (PAR). Dessa forma, o IIC igual a 2,5 caracteriza-se como uma condição intermediária entre os ambientes sombreados do sub-bosque e as clareiras do dossel. Chazdon (1986b) mediu a densidade de fluxo de fótons fotossintetizantes (PPFD), cujo total diário está diretamente relacionado ao ganho diário de carbono, em uma floresta tropical úmida na Costa Rica. A PPFD foi 4 a 5 vezes maior em bordas de clareiras do que no sub-bosque fechado.

É importante ressaltar que as estimativas do índice de iluminação da copa do presente estudo foram realizadas na estação seca, época em que algumas espécies decíduas do dossel estão sem as folhas. Dessa forma, é possível que em alguns casos o IIC tenha sido superestimado, principalmente nas classes entre 1,5 e 2,5, onde as aberturas no dossel devido às copas nuas das espécies decíduas podem ter sido consideradas como clareiras pequenas a médias. Apesar das possíveis variações sazonais, o índice de iluminação da copa tem sido apontado como tendo alta repetibilidade (Clark & Clark 1992) e alta correlação com a disponibilidade relativa de luz para as plantas (Clark *et al.* 1993), além de ser barato, rápido e fácil de ser estimado.

Apesar de plantas de todos os estádios ocorrerem em ambientes com diferentes níveis de iluminação, a exposição da copa das plantas à luz aumentou ao longo da ontogenia, variando positivamente com o grau de segmentação foliar, com os estádios ontogenéticos e com o tamanho das plantas. Isto indica a tendência de diminuição na tolerância à sombra no decorrer do desenvolvimento, como em outras palmeiras de sub-bosque (Chazdon 1985, 1986a).

De maneira geral, as plantas de mesmo estádio possuíam o mesmo tamanho, independente do grau de exposição da copa à luz. O número de folhas das plântulas foi uma das exceções ao padrão geral de igualdade no tamanho das plantas, sendo menor em plântulas com IIC igual a 1,0 e maior naquelas com IIC igual a 2,5. Em condições de baixa iluminação é mais vantajoso que as copas possuam menos folhas evitando o auto-sombreamento, enquanto em situações mais iluminadas plantas com várias camadas de folhas são favorecidas (Givnish 1982). As outras exceções ao padrão predominante foram os jovens e os adultos 2 do Quilombo. Os jovens mais baixos e os adultos mais baixos e com menos folhas eram os que possuíam IIC igual a 1,5. No caso das três espécies de palmeiras de sub-bosque estudadas por Chazdon (1985, 1986a), plantas pequenas tiveram maior eficiência na interceptação da luz, menor custo de suporte das folhas e maior área foliar total por biomassa da planta, o que lhes conferiu maior tolerância às condições sombreadas do sub-bosque. Os três indivíduos adultos 2 cujas copas possuíam IIC igual a 4,0 também apresentaram mediana da

altura e do número de folhas menores que os demais indivíduos. Estas plantas apresentaram 90% ou mais da sua copa exposta à luz direta vertical, caracterizando um ambiente de clareira, provavelmente aberta recentemente. O tamanho desses adultos deve estar relacionado ao ambiente luminoso a que eles estavam expostos antes da abertura do dossel, já que existe um tempo para o ajuste fisiológico e morfológico às novas condições luminosas (Sterck *et al.* 1999). Esse tempo varia de semanas a meses em plântulas e pode chegar a 3 anos em jovens de espécies arbóreas tropicais (Sterck *et al.* 1999), sendo provável que os adultos de *L. hodmei* também apresentem um atraso nas respostas a essas flutuações no ambiente luminoso.

As plantas possuem outros traços que influenciam a performance dos indivíduos, que não foram investigados nesse estudo e podem ser mais sensíveis às variações luminosas, como os traços ligados ao tamanho, forma e disposição das folhas na copa e às estruturas de suporte das folhas e da planta como um todo (Chazdon 1985, 1986a,c; Givnish 1982, 1984; Givnish & Vermeij 1976). O estudo desses traços em plantas com diferentes níveis de iluminação da copa pode trazer informações relevantes sobre a tolerância à sombra ao longo da ontogenia. Além disso, deve-se lembrar que vários aspectos da performance das plantas resultam da interação com as condições edáficas, topográficas e aquelas ligadas às interações bióticas (Svenning 2001).

De modo geral, as plantas que ingressaram entre 2001 e 2002 nos estádios eram mais baixas e possuíam menos folhas do que as plantas que estavam no estádio há pelo menos um ano, independente do nível de iluminação da copa. A situação das plantas ingressantes nos estádios deve refletir principalmente a relação entre a luz e as modificações associadas ao recrutamento das plantas, assumindo que o IIC estimado em 2002 representa as condições do período entre 2001 e 2002. As plântulas que germinaram entre 2001 e 2002 apresentaram relação inversa entre o tamanho e a exposição da copa, sendo que as plântulas mais baixas eram aquelas com IIC igual a 2,5, no Quilombo. Segundo Givnish (1982), em ambientes onde a densidade da folhagem é baixa é mais vantajoso ter folhas posicionadas numa altura menor.

O início da segmentação das folhas, que marca a transição para o estádio infante, aconteceu em plantas com alturas diferentes conforme a exposição da copa à luz. Os infantes ingressantes sob condições de iluminação intermediária (IIC igual a 2,5) eram os mais altos em todas as populações. Esse padrão concorda com a previsão decorrente do modelo econômico para o tamanho da folha (Givnish & Vermeij 1976). O tamanho das folhas das plântulas deve crescer até um limite em que folhas inteiras e grandes passam a ser menos eficientes no ambiente em que elas estão, passando a ser mais vantajoso “diminuir” o tamanho das próximas folhas a serem produzidas. Considerando que a altura das plântulas reflete o tamanho das suas folhas, era esperado que as plântulas sob níveis

intermediários de luz iniciassem a segmentação depois de atingirem um tamanho relativamente maior do que o tamanho de início da segmentação de plântulas de locais sombreados ou totalmente expostos ao sol. O padrão encontrado para *L. hoehnei* confirmou essa tendência. O tamanho das folhas em *L. hoehnei* aumentou continuamente durante a ontogenia. No entanto, a segmentação é a maneira pela qual as plantas podem reduzir a superfície foliar em relação ao perímetro, sendo que cada folíolo pode ser considerado como uma unidade fisiológica (Parkhurst & Loucks 1972). Parece ser mais vantajoso investir grande quantidade de tecido em uma única folha, mesmo que sua superfície seja totalmente lobada ou recortada (Givnish & Vermeij 1976). Sendo assim, o tamanho das folhas das plântulas deve crescer até um limite em que folhas inteiras e grandes passam a ser menos eficientes no ambiente em que elas estão, passando a ser mais vantajoso “diminuir” o tamanho das próximas folhas a serem produzidas. Esse limite de tamanho deve ser diferente conforme o ambiente luminoso a que estão expostas as plantas.

As plantas que iniciaram a atividade reprodutiva entre 2001 e 2002 apresentaram alturas similares, independente das condições luminosas da copa. No entanto, existiu uma tendência das plantas com copas expostas à iluminação intermediária (IIC igual a 2,5) terem mais folhas. O início da reprodução, que caracteriza a transição para o estágio adulto, parece estar associado ao aumento da taxa de produção de folhas (Capítulo 1). É possível que as plantas localizadas em ambientes mais iluminados precisem ter um número maior de folhas para iniciar a reprodução do que as plantas de locais mais sombreados. Esses resultados indicam que as alterações nos traços da copa são relevantes para conferir maior eficiência fotossintética para as plantas localizadas em diferentes ambientes luminosos. Ambientes mais iluminados favorecem plantas que têm mais folhas, dispostas em várias camadas, onde os custos estruturais, por exemplo relacionados à sobreposição e ao suporte das folhas, são compensados pelos ganhos fotossintéticos conferidos pela copa maior (Givnish 1982).

A correspondência dos resultados, verificada entre as três áreas de estudo, evidencia as tendências predominantes nas respostas ontogenéticas das plantas ao ambiente luminoso. Tanto a morfologia das folhas como a arquitetura da copa, favoreceram o desenvolvimento das plantas no sub-bosque da floresta. A copa formada por folhas pinadas tende a minimizar o auto-sombreamento e é menos susceptível de ser ultrapassada em altura porque os folíolos captam a radiação em uma área ampla, conferindo maior capacidade competitiva (Givnish 1984). Além disso, as mudanças ontogenéticas na morfologia das folhas de *L. hoehnei*, de inteiras para pinadas, devem resultar na redução dos custos de suporte com o aumento do tamanho das folhas, como foi observado em *Geonoma congesta* (Chazdon 1986a). Em *L. hoehnei*, apesar do tamanho das folhas aumentar com o tamanho das plantas, as folhas vão sendo posicionadas em condições progressivamente mais

iluminadas no gradiente vertical, o que deve compensar os custos de suporte. Se por um lado a competição por luz favorece o aumento no tamanho das plantas e das folhas (até um limite atingido no estágio adulto 2), a economia de troca de gases favorece o pequeno tamanho efetivo das folhas levando ao aumento da complexidade na sua forma (Givnish 1984). O aumento da complexidade na forma das folhas, representado pelo aumento no número de folíolos e pela diminuição da largura do folíolo apical com o aumento do tamanho das folhas (Capítulo 1), parece representar um ajuste contínuo tornando as folhas de *L. hœhnei* mais eficientes no ambiente progressivamente mais iluminado.

Literatura Citada

- CamCode. 2001. *StatsDirect [Computer program manual]*. Version 1.9.8 England.
- Chazdon, R. L. 1985. Leaf display, canopy structure, and light interception of two understory palm species. *American Journal of Botany*. 72: 1493-1502.
- Chazdon, R. L. 1986a. The costs of leaf support in understory palms: economy versus safety. *The American Naturalist*. 127: 9-30.
- Chazdon, R. L. 1986b. Light variation and carbon gain in rain forest understorey palms. *Journal of Ecology*. 74: 995-1012.
- Chazdon, R. L. 1986c. Physiological and morphological basis of shade tolerance in rain forest understory palms. *Principes*. 30: 92-99.
- Chazdon, R. L.; Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*. 72: 553-564.
- Clark, D. A.; Clark, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*. 62: 315-344.
- Clark, D. B.; Clark, D. A.; Rich, P. M. 1993. Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine tree species in neotropical rain forest. *Biotropica*. 25: 397-407.
- Givnish, T. J. 1982. On the adaptive significance of leaf height in forest herbs. *The American Naturalist*. 120: 353-381.
- Givnish, T. J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In E. Medina; H. A. Mooney; C. Vásquez-Yánes (eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*. Dr. Junk, The Hague. Pp. 51-84.
- Givnish, T. J.; Vermeij, G. J. 1976. Sizes and shapes of liane leaves. *The American Naturalist*. 110: 743-778.
- Hogan, K. P. 1986. Plant architecture and population ecology in the palms *Socratea durissima* and *Scheelea zonenensis* on Barro Colorado Island, Panama. *Principes*. 30: 105-107.
- Martínez-Ramos, M.; Sarukhán, J.; Piñero, D. 1988. The demography of tropical trees in the context of forest gap dynamics: the case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest. In A. J. Davy; M. J. Hutchings; A. R. Watkinson (eds.). *Plant population ecology: the 28th symposium of the British Ecological Society*. Blackwell Scientific. Oxford. Pp. 293-313.
- McGill, R.; Tukey, J. W.; Larsen, W. A. 1978. Variations of box plots. *The American Statistician*. 32: 12-16.
- Parkhurst, D. F.; Loucks, O. L. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology*. 60: 505-537.
- SPSS, Inc. 2000. *SYSTAT version 10, standard version*. SPSS Inc. Chicago, Ill.
- Statsoft, Inc. 2000. *STATISTICA for Windows [computer manual program]*. Version 5.5. Tulsa, OK.
- Sterck, F. J.; Clark, D. B.; Clark, D. A.; Bongers, F. 1999. Light fluctuations, crown traits, and response delays for tree saplings in a Costa Rican lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 15: 83-95.
- Svenning, J. C. 2000. Small canopy gaps influence plant distributions in the rain forest understory. *Biotropica*. 32: 252-261.
- Svenning, J. C. 2001. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of Neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review*. 67: 1-53.

- Svenning, J. C. 2002. Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understory palm (*Geonoma macrostachys*, Arecaceae). *Plant Ecology*. 159: 185-199.
- Swaine, M. D. 1996. Foreword. In M. D. Swaine (ed.). *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Man and the biosphere series. Vol. 17. The Parthenon Publishing Group. UNESCO/Parthenon. Paris.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. 3rd edition. Prentice-Hall, Inc. Upper Saddle River.

CAPÍTULO 3 – Distribuição de *Lytocaryum hoehnei* na Reserva Florestal do Morro Grande em diferentes escalas: densidade e heterogeneidade ambiental

Resumo

A distribuição da palmeira *Lytocaryum hoehnei* foi estudada na Reserva Florestal do Morro Grande em diferentes escalas. A mesoescala correspondeu à análise da reserva como um todo, cujas unidades amostrais foram três áreas de ocorrência da palmeira, distantes cerca de 4 km. As análises em escala local referiram-se ao estudo dessas três áreas, cada uma contendo quatro parcelas de 2500 m². As análises em microescala corresponderam à investigação das 12 parcelas de 50 x 50 m, subdivididas em parcelas de 100 m². A presença de estrutura espacial na densidade da palmeira e na heterogeneidade ambiental foi verificada na microescala por meio de correlogramas, segundo o coeficiente *I* de Moran. Sub-parcelas vizinhas apresentaram densidades semelhantes da palmeira, em nove parcelas. Em todas as parcelas pelo menos uma das sete variáveis ambientais estudadas apresentou estrutura espacial. Para analisar a relação entre a densidade da palmeira e as variáveis ambientais nas parcelas onde se detectou estrutura espacial foram usados testes de Mantel parcial, fixando-se a distância geográfica entre as sub-parcelas. Nas parcelas em que as variáveis ambientais e a densidade de plantas não estavam estruturadas espacialmente, foram feitas análises de correlação Gamma. Cinco das doze parcelas tiveram a densidade da palmeira relacionada com a declividade, a altura do dossel e/ ou a densidade de bambus. A densidade de plântulas mortas foi maior em sub-parcelas com maior densidade de plântulas no ano anterior, em quatro parcelas. Foram observados o efeito negativo da densidade na mortalidade total de plantas e de plântulas e o efeito positivo da densidade no nascimento de plântulas, quando considerados os dados de todas as parcelas. Não foi detectada nenhuma correlação significativa entre a densidade de *L. hoehnei* e as variáveis ambientais na escala local nem na mesoescala, o que pode indicar a maior importância dos processos em microescala para regular a distribuição da palmeira na reserva.

Abstract

The distribution of the palm *Lytocaryum hoehnei* was studied in the Reserva Florestal do Morro Grande according to different spatial scales. Mesoscale corresponded to the analysis of the reserve, and the sample units were three sites of palm occurrence, approximately 4 km apart from each other. Local scale referred to study of the three sites with four 2500 m²-plots each. Microscale corresponded to the study of the 12 plots of 50 x 50 m, divided into sub-plots of 100 m². The presence of spatial structure of palm density and environmental factors were analysed in the microscale using Moran's correlograms. Neighbour sub-plots presented similar palm densities, in nine plots. At least one out of the seven environmental variables presented spatial structure, in all plots. The relationship between palm density and environment was investigated through partial Mantel tests, in plots where both variables were spatially structured, fixing geographic distances among sub-plots. Otherwise, the Gamma correlation coefficient was calculated. In five plots, palm density was related to slope degree, canopy height and/ or density of bamboo. Density of dead seedlings was higher in sub-plots with high seedling density in the previous year, in four plots. Negative density dependence of seedling mortality and positive density dependence of new seedlings were detected when analysing data from all plots. No significant correlation was found between palm density and the environmental variables neither in the local scale nor in the mesoscale. These results indicate the major importance of processes occurring in microscale in regulating the palm distribution in the reserve.

Introdução

A distribuição das plantas pode ser estudada em uma ampla gama de escalas, desde a global, objeto de estudo da fitogeografia, até a microescala, cujo detalhe pode alcançar distâncias da ordem de centímetros. Os sistemas ecológicos exibem heterogeneidade e desigualdade (“patchiness”) em uma grande amplitude de escalas (Dale *et al.* 2002; Levin 1992), que correspondem à variação espacial e temporal das características tanto do ambiente como das populações (Dungan *et al.* 2002; Fowler 1988).

Tradicionalmente, as pesquisas ignoravam ou tentavam remover os efeitos da variação espacial, e a falta de independência espacial nos dados ecológicos era encarada como um problema que deveria ser contornado (Fowler 1988; Liebhold & Gurevitch 2002). Mais recentemente, percebeu-se que a dependência espacial das respostas bióticas continha importante informação biológica, aumentando o interesse dos pesquisadores em examinar diretamente as relações espaciais (Liebhold & Gurevitch 2002). Esse maior interesse coincidiu com o desenvolvimento de ferramentas de análise que facilitaram a investigação, sendo que as pesquisas mais recentes buscam entender explicitamente, medir e modelar os padrões espaciais das respostas biológicas (Liebhold & Gurevitch 2002).

A distribuição espacial das plantas pode resultar da ação de mecanismos que operam em escalas diferentes: a distribuição observada em uma escala pode emergir do comportamento coletivo de processos que agem numa escala mais detalhada, como também pode resultar de restrições de escalas mais amplas (Levin 1992). Cada espécie e, mais especificamente, cada indivíduo percebem o ambiente no seu próprio leque de escalas temporais e espaciais, o que faz com que não exista uma única escala “correta” para descrever as populações e os ecossistemas, sendo mais relevante conhecer como a descrição do sistema muda em escalas diferentes (Chazdon 1996; Levin 1992). A heterogeneidade refere-se à complexidade (aspectos qualitativos) e/ou à variabilidade (aspectos quantitativos) das propriedades de um sistema, no espaço ou no tempo (Li & Reynolds 1995). Ainda, a heterogeneidade é uma função da escala, sendo que a descrição da complexidade ou da variabilidade do ambiente deve ser realizada em função da amplitude de escalas relevantes aos organismos e aos processos de interesse (Hurlbert 1990; Levin 1992; Li & Reynolds 1995).

O conhecimento da distribuição espacial é o primeiro passo para o entendimento dos seus processos geradores (He *et al.* 1997; Jeltsch *et al.* 1999; Liebhold & Gurevitch 2002; Perry *et al.* 2002). O entendimento da distribuição espacial dos indivíduos de uma espécie envolve a investigação de possíveis fatores ambientais de influência, oferecendo um rol de possibilidades, a partir do que se pode planejar experimentos na tentativa de entender os mecanismos que regulam as populações

(Levin 1992). Svenning (1999; 2001a) encontrou que tanto a ocorrência como a abundância de palmeiras em florestas tropicais montanas e de terras baixas, respectivamente, estavam relacionadas com as variáveis ambientais. Muitos estudos têm mostrado que a distribuição de palmeiras em florestas neotropicais de terras baixas é estruturada pela heterogeneidade edáfica e topográfica, bem como pela heterogeneidade nas condições do dossel, tanto em escala local como também na mesoescala (Svenning 2001b).

Poucos estudos analisaram a distribuição espacial da mortalidade e do recrutamento em palmeiras, sendo que eles indicaram a presença de mortalidade dependente de densidade nos estádios iniciais do ciclo vital (Barot *et al.* 1999b; Sterner *et al.* 1986). Estando ou não relacionadas à densidade, as interações intra e interespecíficas, como por exemplo competição, predação, parasitismo, alelopatia, dispersão, podem acontecer de maneira variável sob ambientes diferentes (Augspurger 1983; Barot *et al.* 1999b; Connell 1971; Janzen 1970).

No sentido de investigar a variação espacial na distribuição de *Lytocaryum hoehnei* na Reserva Florestal do Morro Grande e sua relação com a heterogeneidade ambiental, o presente estudo pretendeu responder às seguintes questões:

- 1) qual a magnitude da diferença na densidade das plantas entre locais dentro da reserva, em escalas diferentes?
- 2) a densidade de *L. hoehnei* apresenta-se estruturada espacialmente, na microescala?
- 3) como varia a relação entre a densidade dos estádios, na microescala?
- 4) a densidade de plântulas nascidas e de plântulas mortas apresenta estrutura espacial, na microescala? Qual a relação entre a densidade das plântulas novas e mortas e a densidade das plantas de diferentes estádios, na microescala?
- 5) como variam algumas características ambientais da floresta, em escalas diferentes?
- 6) as variáveis ambientais apresentam-se estruturadas espacialmente, na microescala?
- 7) qual a relação entre a densidade da palmeira e os fatores ambientais, em diferentes escalas?

Metodologia

O presente estudo foi realizado na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP (Figura 1). Dungan *et al.* (2002) alertaram para o uso indiscriminado do termo ‘escala’, empregado com diferentes significados (extensão, granulação, resolução, “lag”, suporte, razão cartográfica), muitas vezes de maneira contraditória. Seguindo a recomendação de Dungan *et al.* (2002) de que os estudos apresentem uma definição precisa de escala, no presente estudo escala refere-se à extensão, ou seja, à área abrangida pelo estudo (Li & Reynolds 1995). A alteração na escala de estudo envolve uma

mudança na granulação (ou no tamanho do grão), ou seja, no tamanho das unidades amostrais. As análises do presente estudo foram realizadas em três escalas: microescala, cuja granulação era igual a 100 m²; escala local, onde o tamanho do grão era de 2500 m²; e mesoescala, cujo grão foi maior do que 100.000 m² (adaptado de Svenning 2001b). As análises em microescala corresponderam à investigação de 12 parcelas de 50 x 50 m, subdivididas a cada 10 metros em forma de grade. As análises em escala local referiram-se ao estudo de três áreas de ocorrência de *L. hoehnei* na reserva, cada uma contendo quatro parcelas de 2500 m² (Figura 1). A mesoescala correspondeu à análise na reserva como um todo, cujas unidades amostrais foram as três áreas (Represa, Quilombo e Ferrovia).

Densidade de *L. hoehnei*

As 12 parcelas de 2500 m² foram instaladas em locais que aparentemente apresentavam densidades diferentes da palmeira. Plantas de todos os estádios (Capítulo 1) foram contadas em todas as sub-parcelas (100 m²) em 2001, sendo que em 2002 as parcelas foram novamente percorridas para registro das plântulas novas e das plantas mortas de todos os estádios.

Caracterização ambiental

Em cada uma das 25 sub-parcelas (100 m²) de cada parcela (2500 m²), foi realizada a caracterização do ambiente em julho de 2002, segundo as variáveis apresentadas a seguir. As variáveis foram selecionadas com base em Clark (1996) e Svenning (2001a), com o intuito de representar fatores que poderiam influenciar a distribuição de *L. hoehnei*.

Topografia:

- orientação da vertente: foi feita uma medida em cada sub-parcela utilizando um paralelo com a direção de escoamento preferencial de água na sub-parcela – o observador localizado no centro da sub-parcela apontava a bússola no sentido de onde escorreria a água e registrava o azimute, direção medida no sentido horário a partir de 0° representando o norte (Zar 1996). Foi calculado o coseno do ângulo registrado em cada sub-parcela, representando o grau de exposição ao norte (Svenning 2001a).

- declividade: foram realizadas quatro medidas do grau de inclinação por sub-parcela, uma em cada vértice, com o auxílio de um clinômetro apoiado sobre uma prancheta, que por sua vez era colocada sobre o chão da mata, na direção da vertente. Destas quatro medidas, foi calculada a média entre os dois valores mais próximos, com o intuito de caracterizar a declividade predominante na sub-parcela.

Os casos em que dois pares de medidas apresentaram o mesmo intervalo entre os valores, sendo um par com valores altos e um par com valores baixos, foram descartados das análises.

Estrutura da vegetação:

Sub-bosque: considerada a região compreendida entre 1 e 3 metros acima do solo.

- cobertura: uma vara de 3 m de comprimento foi dividida a partir do primeiro metro em dez gomos de 20 cm, pintados alternadamente de vermelho e azul para facilitar a visualização. Essa vara era colocada no centro da sub-parcela e um observador contava o número de gomos cobertos por vegetação. Um gomo era considerado coberto quando 50 % ou mais não estava visível. A observação era realizada em cada um dos cantos da sub-parcela na altura padronizada de 1,5 m acima do solo. O número de gomos cobertos por vegetação foi somado entre as quatro observações.

- densidade de bambus: foi contado o número de colmos de *Merostachys riadidiana* (Guilherme & Ressel 2001) em todas as sub-parcelas, na região entre 1 e 3 m acima do solo.

Estrato arbóreo: região acima de 3 m de altura a partir do solo.

- altura do dossel: a altura da árvore mais alta foi medida nos quatro vértices de cada sub-parcela, com auxílio de um telêmetro. Destas quatro medidas, foi calculada a média entre os dois valores mais próximos, com o intuito de caracterizar a altura predominante do dossel. Os casos em que dois pares de medidas apresentaram o mesmo intervalo entre os valores, sendo um par com valores altos e um par com valores baixos, foram descartados das análises.

- área basal: foi medido o diâmetro do caule na altura de 1,30 m acima do solo (DAP), ou logo acima das raízes tabulares, de todas as árvores com diâmetro ≥ 10 cm presentes nas sub-parcelas, com o auxílio de uma fita diamétrica. Árvores ramificadas eram medidas se pelo menos um dos ramos possuía DAP ≥ 10 cm; nesse caso todos os ramos eram mensurados, mesmo os menores do que 10 cm. Os valores do diâmetro foram convertidos para área basal e somados, resultando em um valor por sub-parcela.

- cobertura do dossel: foi utilizado o método de pontos, “point-quadrat” (Greig-Smith 1983). Em cada sub-parcela foram amostrados 40 pontos dispostos sistematicamente em cinco fileiras, sendo oito pontos por fileira distantes cerca de 1 m uns dos outros. Foi usado um equipamento, semelhante a um periscópio, construído com um tubo PVC que possuía em uma das extremidades dois arames cruzados em X distantes 1,70 m de um espelho preso no interior do tubo, ao lado de dois níveis. O aparelho era posicionado de modo que os arames ficassem nivelados na altura de 3 m acima do solo, sendo que o observador segurava o tubo com o espelho fixado na altura de 1,30 m, e assim era registrada a presença ou a ausência de vegetação no ponto de cruzamento dos arames.

Os valores das variáveis cobertura do sub-bosque e do dossel corresponderam a proporção do total de observações por parcela e foram transformados pelo arcoseno da raiz quadrada da proporção (Zar 1996). Ainda, as proporções x/n foram modificadas para melhorar a transformação pelo arcoseno: os casos iguais a $0/n$ foram alterados para $1/4n$ enquanto aqueles iguais a n/n foram alterados para $1-(1/4n)$ (Zar 1996). As demais variáveis ambientais, com exceção da orientação da vertente, como também os dados da densidade de plantas foram transformadas pelo $\log(x+1)$, com o intuito de reduzir a amplitude de variação dos dados dentro e entre as variáveis, além dessa transformação ser indicada no caso da presença de muitos zeros (Zar 1996).

Análises dos dados

a) Microescala

Foram construídos boxplots entalhados para comparar a densidade de plantas, a densidade de plântulas nascidas e mortas, bem como os valores das variáveis ambientais entre as 12 parcelas, no programa SYSTAT versão 10.0 (SPSS 2000). Como esse tipo de boxplot representa os limites do intervalo de confiança da mediana, ele pode ser usado para visualizar diferenças significativas entre grupos (McGill *et al.* 1978). Para avaliar a variabilidade interna às parcelas foi observada a distância entre o primeiro e o terceiro quartil, representada pelo limite das caixas no boxplot.

Existem diversas abordagens para o estudo da estrutura espacial, revisadas por Dale *et al.* (2002) e Perry *et al.* (2002). De maneira geral, as análises espaciais são separadas em três grandes grupos: 1) a análise do padrão de pontos, que estuda a distribuição de fenômenos descontínuos no espaço; 2) a análise do padrão de linhas, que é uma abordagem topológica ao estudo de redes de conexões entre pontos; e 3) a análise do padrão de superfície, que estuda fenômenos contínuos no espaço, onde uma ou mais variáveis estão ligadas aos pontos de observação e cada ponto representa a porção do espaço que o circunda (Legendre & Fortin 1989). No presente estudo foram utilizadas análises do terceiro grupo.

As análises espaciais realizadas assumiram que as propriedades de estacionariedade e isotropia são encontradas nas parcelas em estudo, tanto para as variáveis ambientais, como para a densidade de indivíduos por parcela. Estacionariedade implica que as regiões dentro da parcela podem ser consideradas repetições de um único padrão, ou seja, as características subjacentes, como por exemplo média e variância de alguma variável de interesse, são constantes ao longo da área de estudo (Dale *et al.* 2002). Isotropia é a propriedade de que as características do padrão são as mesmas em qualquer direção, ou seja, a interação entre dois pontos distantes d metros e orientados na direção norte-sul é equivalente à interação entre quaisquer outros dois pontos distantes d metros e orientados

em qualquer outra direção na área de estudo (Batista 1994). As propriedades de estacionariedade e isotropia simplificam muito os estudos de distribuição espacial, à medida que não consideram explicitamente a posição dos pontos e todas as propriedades dos processos são expressas em relação à escala (distância d) (Batista 1994).

Com o intuito de identificar se a densidade total e a densidade de plantas por estádio em 2001 e 2002, a densidade de plântulas nascidas e mortas entre os anos e as variáveis ambientais apresentavam estrutura espacial, foram construídos correlogramas utilizando o coeficiente I de Moran (Legendre & Legendre 1998), para todas as parcelas. O coeficiente I de Moran geralmente assume valores entre -1 e 1 e sua fórmula está relacionada com a do coeficiente de correlação de Pearson (Legendre & Legendre 1998). Os testes de significância dos coeficientes foram realizados segundo todas as possíveis permutações aleatórias dos dados, visto que não se assumiu nenhuma distribuição específica dos mesmos (Rosenberg 2001). Foram conduzidos simultaneamente vários testes de significância, o que requereu a utilização de métodos de correção. Primeiramente, foi realizado um teste global de significância verificando se o correlograma possuía pelo menos um coeficiente com valor significativo segundo o nível de significância corrigido pelo critério de Bonferroni ($\alpha' = \alpha / k$, onde k é o número total de testes) (Legendre & Legendre 1998). Se o teste geral demonstrava significância global, a identificação dos coeficientes individualmente significativos era feita por meio da correção progressiva de Bonferroni: o coeficiente da primeira classe de distância era comparado com $\alpha = 0,05$; o coeficiente da segunda classe era comparado com $\alpha' = 0,05 / 2$ e assim sucessivamente até o coeficiente da quinta classe de distância (Legendre & Legendre 1998).

Para a construção dos correlogramas, os coeficientes I de Moran foram calculados para 5 classes de distância, criadas a partir da matriz de distâncias das coordenadas das sub-parcelas (100 m²) (Tabela 1).

Tabela 1 – Classes de distância criadas a partir da matriz de distância das coordenadas geográficas das sub-parcelas (100 m²).

Classes	1	2	3	4	5
Distâncias (m)	14,14	20	30	40	57
Número de pares	72	30	86	66	46

Uma relação positiva entre a densidade de indivíduos de estádios diferentes indicaria que as plantas desses estádios ocorrem no mesmo ambiente, em determinado tempo e local. A análise da

relação da densidade entre os estádios, nos dois anos de estudo, foi realizada de duas maneiras. No caso de ambos os estádios apresentarem a densidade de plantas estruturada espacialmente, a relação entre eles foi investigada por meio do teste de Mantel parcial. Esse teste relaciona duas matrizes de distância, enquanto mantém constantes os valores de uma terceira matriz, no caso deste estudo a matriz das distâncias geográficas entre as sub-parcelas (Legendre & Fortin 1989; Rosenberg 2001). É importante fixar a matriz de distâncias geográficas porque a correlação entre variáveis que estão estruturadas espacialmente pode ser devida a uma estrutura espacial comum, resultante da interação de cada variável com um ou mais fatores estruturados espacialmente e não testados, por exemplo ambientais (Legendre & Fortin 1989). O teste de significância do coeficiente de Mantel parcial foi realizado por meio de testes de permutação com 999 repetições. Os testes múltiplos foram avaliados segundo o critério de Bonferroni e foram testados contra hipóteses alternativas bilaterais.

Nos casos em que nenhuma das densidades dos estádios estava estruturada espacialmente ou somente uma delas apresentava estrutura espacial, a relação da densidade de plantas entre os estádios foi investigada por meio de análises de correlação Gamma, no programa Statistica (Statsoft 2000). Os testes de significância da correlação não são afetados nos casos em que apenas uma das variáveis possui estrutura espacial (Legendre *et al.* 2002).

Foi analisada a relação entre a densidade de plântulas nascidas entre 2001 e 2002 e a densidade de adultos em 2001 (que eram os possíveis parentais das plântulas novas) e de plântulas sobreviventes em 2002. A relação entre a densidade de plântulas mortas entre os anos de estudo e a densidade total, a densidade de plântulas e do conjunto de plântulas, infantes e jovens de 2001 também foi analisada, bem como a relação entre a densidade total de plantas mortas e a densidade total de plantas em 2001. Foram realizadas análises de correlação Gamma ou testes de Mantel parcial, conforme detalhado acima, para as parcelas que possuíam pelo menos 5 plântulas novas ou mortas e 5 plantas mortas incluindo todos os estádios, respectivamente. Foram construídos gráficos de dispersão entre a densidade de plantas mortas e a densidade total de plantas, bem como entre a densidade de plântulas mortas e a densidade de plântulas, do conjunto de plântulas, infantes e jovens e do total de plantas em 2001, utilizando os dados de todas as parcelas, e suas respectivas sub-parcelas. Igualmente, foram construídos gráficos de dispersão entre a densidade de plântulas novas e a densidade de adultos de 2001, a de plântulas e a densidade total de indivíduos em 2002. O formato da nuvem de pontos dos gráficos de dispersão indica a presença ou ausência de efeitos de densidade. Esses gráficos foram construídos com o conjunto total de dados com o intuito de incluir toda a amplitude de densidades da palmeira encontrada na reserva, permitindo investigar a presença de efeitos positivos ou negativos da densidade em unidades de 100 m², na reserva como um todo.

A relação entre a densidade da palmeira e as variáveis ambientais foi analisada do mesmo modo como a relação entre a densidade dos estádios. Os testes múltiplos foram avaliados segundo o critério de Bonferroni e foram testados contra hipóteses alternativas bilaterais, com exceção da comparação entre a densidade das palmeiras e a de bambus. Neste caso, a hipótese alternativa era de que a densidade de *L. hoehnei* deveria ser inversamente relacionada à densidade de bambus (unilateral, cauda esquerda). A densidade de plantas de todos os estádios foi relacionada com todas as variáveis ambientais, com exceção da cobertura do sub-bosque e do dossel. Estas duas variáveis foram relacionadas apenas com a densidade de plântulas, infantes e jovens, pois os indivíduos adultos também foram incluídos nas estimativas de cobertura e, portanto, a densidade de adultos não poderia ser relacionada com essas variáveis.

As análises que utilizaram matrizes de distância foram calculadas segundo a distância euclidiana entre as unidades amostrais. Os cálculos dos coeficientes *I* de Moran e os respectivos testes de significância, bem como os testes de Mantel parcial foram realizados no programa PASSAGE versão 1.1 (Rosenberg 2001).

b) Escala local e mesoescala

Foram construídos boxplots entalhados para comparar a densidade de *L. hoehnei* e os valores das variáveis ambientais entre as três áreas de estudo (escala local). Foram realizadas análises de correlação Gamma entre a densidade da palmeira e as variáveis ambientais na escala local e na mesoescala.

Resultados

Microescala

a) Densidade de Lytocaryum hoehnei

A mediana da densidade total de *L. hoehnei* variou de 0 a 30 plantas por 100 m² entre as parcelas estudadas. As medianas da densidade total de plantas por parcela de 100 m² foi praticamente igual nos dois anos de estudo, sendo que em 4 das 12 parcelas a mediana diminuiu em 1 indivíduo por 100 m² e em uma parcela diminuiu em 2 indivíduos por 100 m² no segundo ano de estudo. A variabilidade na densidade total, expressa pelo 1º e 3º quartis, também se manteve praticamente igual nos dois anos, apresentando pequena diminuição no segundo ano em 7 das 12 parcelas. A densidade de plantas por estádio também teve pequena alteração entre os anos. A mediana do número de plântulas por parcela de 100 m² foi maior em Q2, Q4 e R3 e menor em F1 e F2 (Figura 2a),

enquanto a densidade de infantes foi baixa em todas as parcelas (Figura 2b). No caso de jovens, adultos e do total de plantas, a densidade foi maior em R3 e R4 (Figura 2c-e).

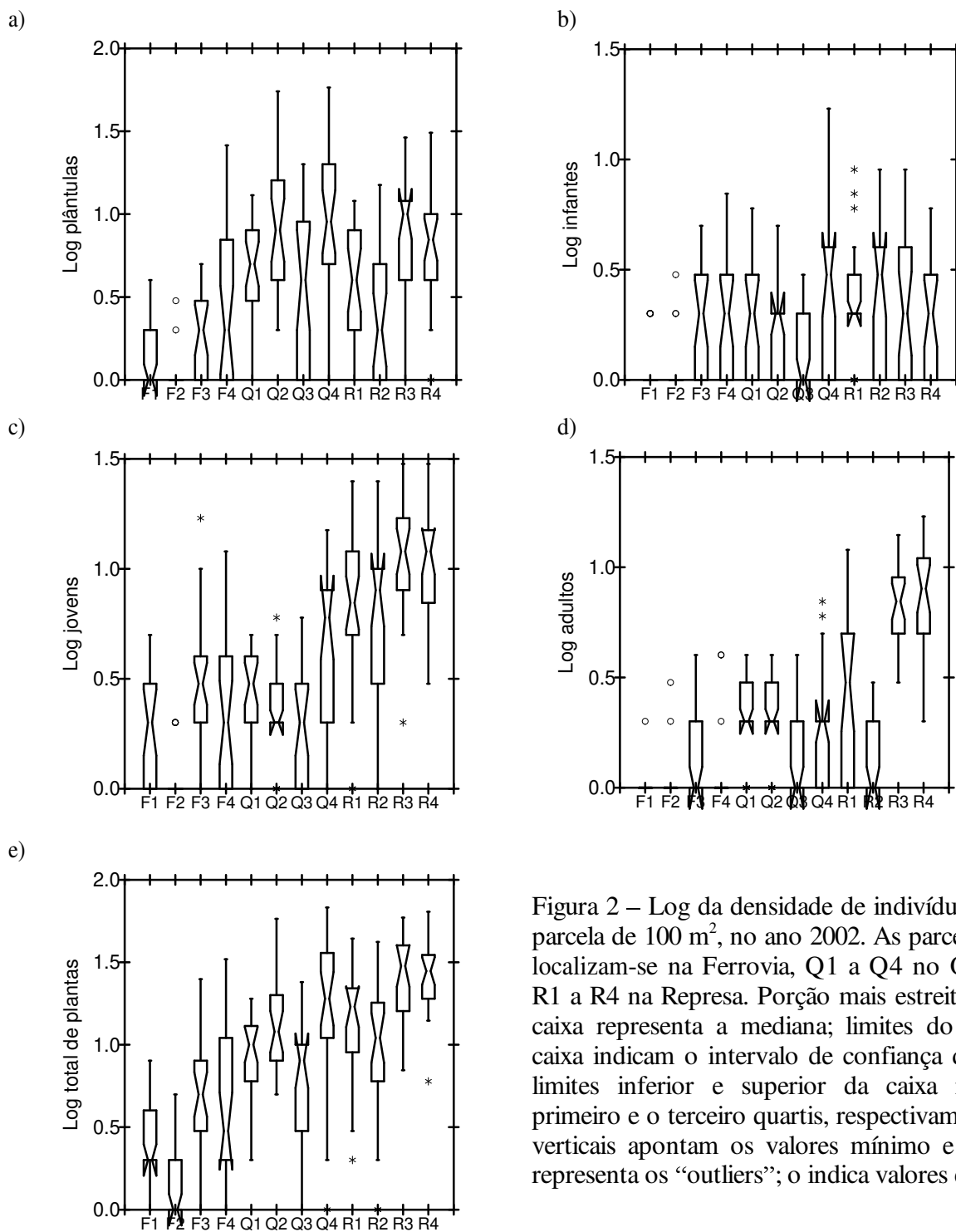


Figura 2 – Log da densidade de indivíduos por sub-parcela de 100 m², no ano 2002. As parcelas F1 a F4 localizam-se na Ferrovia, Q1 a Q4 no Quilombo e R1 a R4 na Represa. Porção mais estreita dentro da caixa representa a mediana; limites do entalhe da caixa indicam o intervalo de confiança da mediana; limites inferior e superior da caixa mostram o primeiro e o terceiro quartis, respectivamente; barras verticais apontam os valores mínimo e máximo; * representa os “outliers”; o indica valores extremos.

Os correlogramas foram iguais nos dois anos de estudo, com exceção da parcela F2 que deixou de apresentar estrutura espacial da densidade de jovens em 2002. Neste ano a densidade de jovens estava estruturada em seis parcelas. Nove das doze parcelas apresentaram densidade total de

L. hoehnei estruturada espacialmente, enquanto a densidade de plântulas, infantes e adultos apresentou estrutura espacial em seis, quatro e cinco parcelas, respectivamente, nos dois anos de estudo. Todas as parcelas com correlogramas globalmente significativos apresentaram coeficiente *I* de Moran significativo e positivo na primeira classe de distância, indicando que sub-parcelas vizinhas possuíam densidades semelhantes da palmeira (Figura 3 a 5). Algumas parcelas apresentaram coeficientes significativos e negativos a partir da terceira classe de distância, tanto da densidade total como da densidade de plantas de cada estágio (Figura 3 a 5).

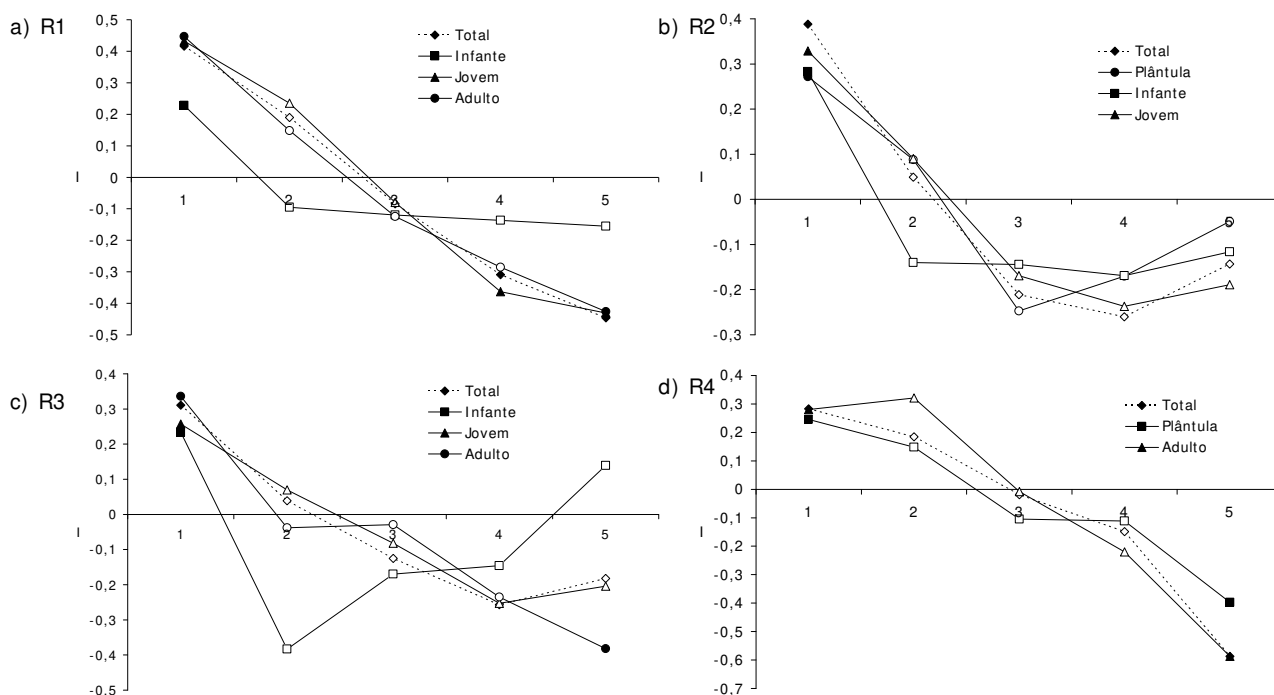


Figura 3 – Correlogramas da densidade de plantas por parcela em 2002 na Represa. São mostrados apenas os correlogramas significativos. Os símbolos preenchidos representam coeficientes significativos em determinada classe de distância.

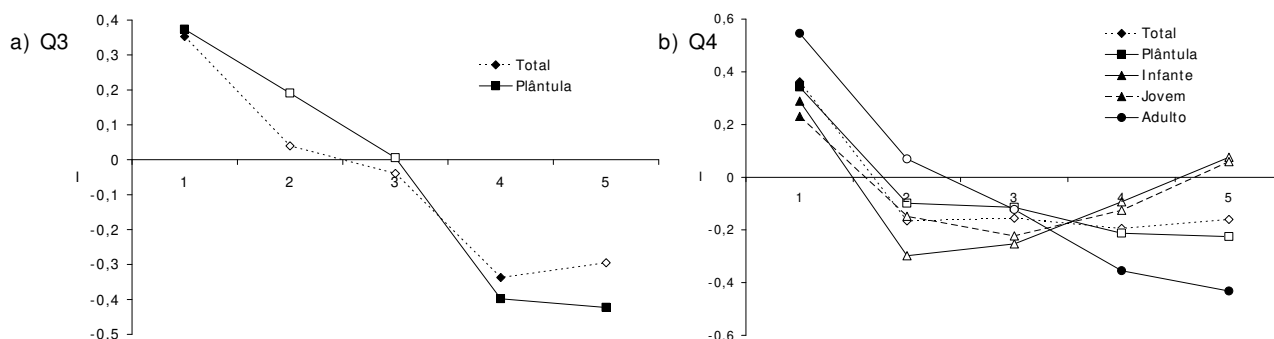


Figura 4 – Correlogramas da densidade de plantas por parcela em 2002 no Quilombo. São mostrados apenas os correlogramas significativos. Os símbolos preenchidos representam coeficientes significativos em determinada classe de distância.

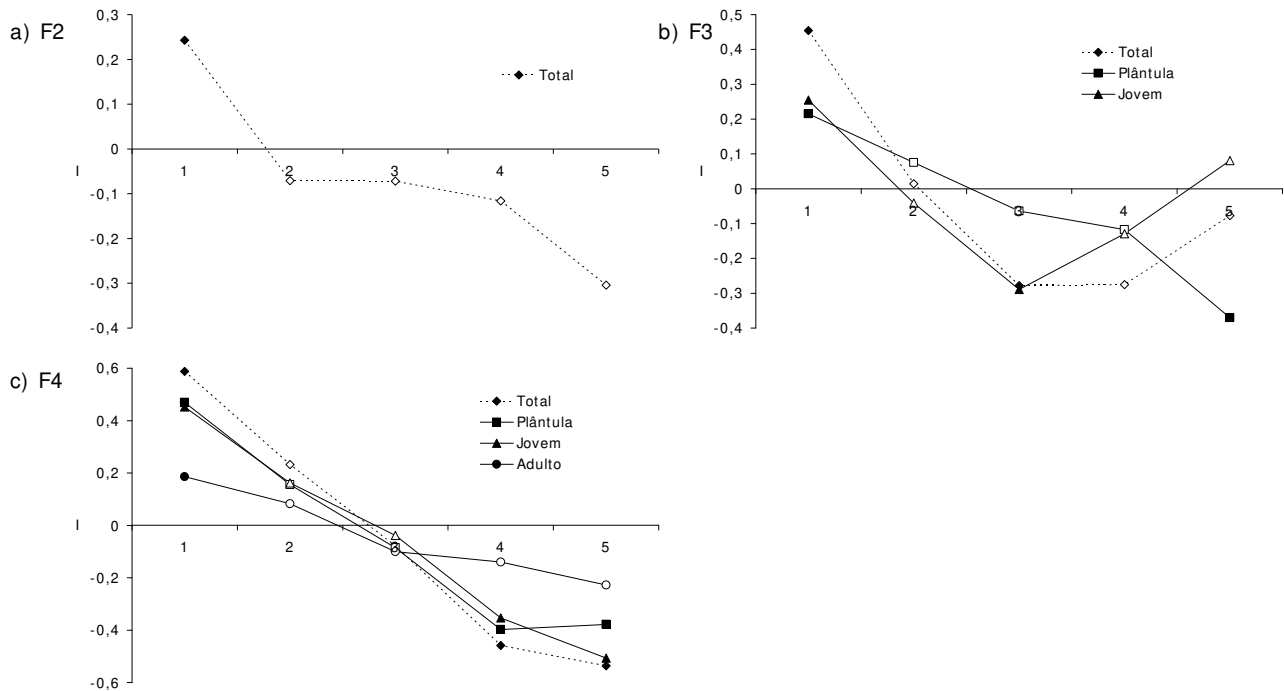


Figura 5 – Correlogramas da densidade de plantas por parcela em 2002 na Ferrovia. São mostrados apenas os correlogramas significativos. Os símbolos preenchidos representam coeficientes significativos em determinada classe de distância.

A relação entre a densidade dos estádios variou espacialmente e também entre os dois anos estudados (Quadro 1), sendo que todas as correlações significativas foram positivas. Em oito parcelas, as sub-parcelas com maior densidade de adultos possuíam também maior densidade de plântulas em pelo menos um dos anos de estudo. Nenhuma parcela apresentou relação significativa entre a densidade de infantes e a de adultos em nenhum dos dois anos.

Quadro 1 – Correlação entre a densidade dos estádios ontogenéticos de *L. hoehnei* (pla: plântula, inf: infante, jov: jovem, ad: adulto). São apresentadas apenas as comparações significativas ($\alpha=0,05$), segundo a correção de Bonferroni. Os anos de estudo são indicados entre parênteses: 2001 (01) e 2002 (02). Nome e localização das parcelas como na Figura 2.

Pla x Inf	Pla x Jov	Pla x Ad	Inf x Jov	Jov x Ad
R2 (01,02)	R2 (01,02)	R2 (02)	R2 (01,02)	R3 (02)
F4 (01,02)	R3 (02)	R4 (01)	Q2 (02)	Q4 (01,02)
	Q4 (01,02)	Q1 (01)	F3 (02)	F3 (01,02)
	F1 (01,02)	Q3 (01,02)	F4 (01,02)	F4 (01)
	F3 (01)	Q4 (01,02)		
	F4 (01,02)	F2 (01,02)		
		F3 (02)		
		F4 (01,02)		

O estágio de plântula foi o que apresentou maior mortalidade em todas as parcelas, correspondendo de 62,5 a 100 % do total de mortos por parcela entre 2001 e 2002. Apesar da mediana da densidade de plântulas mortas ser baixa em todas as parcelas, houve grande variabilidade da mortalidade entre as sub-parcelas (Figura 6b). O mesmo foi observado em relação à densidade de plântulas nascidas entre os anos de estudo, sendo que nenhuma parcela da Ferrovia apresentou plântulas novas (Figura 6a). Na parcela F1 apenas uma plântula morreu, enquanto na F2 não houve plantas mortas (Figura 6b). A densidade de plântulas mortas apresentou-se estruturada espacialmente somente nas parcelas Q4 e F4. Observou-se estrutura espacial das plântulas novas nas parcelas Q1 e Q4. Nessas parcelas, a densidade de plântulas novas e mortas apresentou coeficiente *I* de Moran significativo e positivo na primeira classe de distância, indicando que sub-parcelas vizinhas possuíam densidades semelhantes.

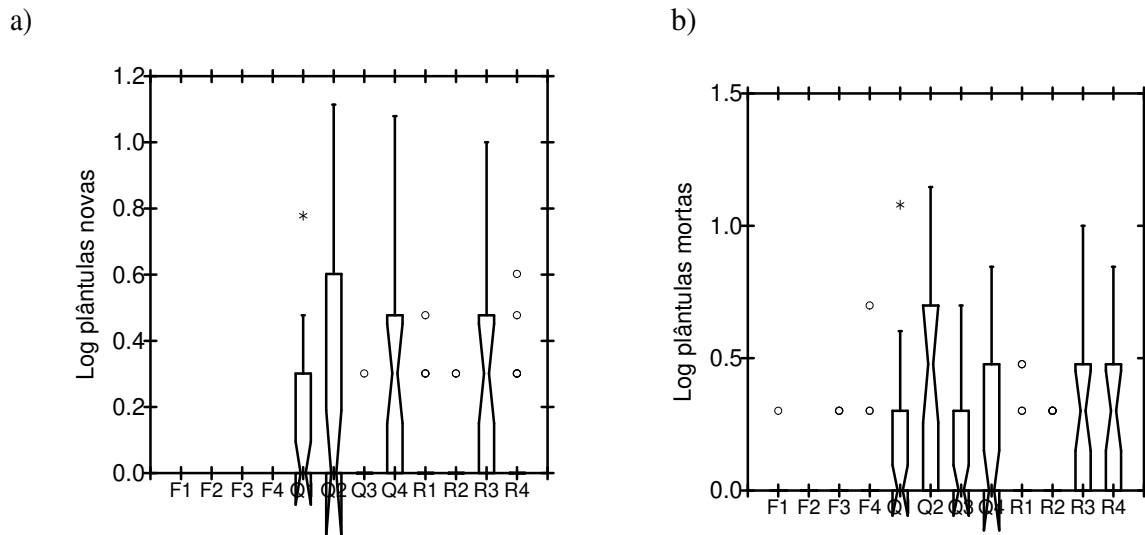


Figura 6 – Densidade de plântulas nascidas (a) e de plântulas mortas (b) entre 2001 e 2002, por sub-parcela de 100 m². Símbolos do box-plot e localização das parcelas como na Figura 2.

Foi possível visualizar a presença de efeitos de densidade quando considerados os dados de todas as parcelas (Figuras 7 a 9), sendo que o ponto de inflexão das curvas indicou o limite a partir do qual começa a haver regulação pela densidade. O formato das curvas revelou que quanto maior a densidade de plântulas e do total de plantas aumentou desproporcionalmente a densidade de plântulas novas, evidenciando um efeito positivo da densidade sobre o nascimento de plântulas (Figura 7a,c). A densidade de plântulas novas aumentou até uma determinada densidade de adultos, a partir da qual apresentou tendência de diminuição (Figura 7b). A densidade de plântulas mortas aumentou desproporcionalmente com o aumento da densidade total de plantas, de plântulas e do

conjunto de plântulas, infantes e jovens (Figura 8a-c), evidenciando um efeito negativo da densidade sobre a mortalidade de plântulas. Da mesma maneira, observou-se o efeito negativo da densidade total de plantas sobre a mortalidade total de *L. hohnei* (Figura 9). A observação do ponto de inflexão da curva sugeriu que o aumento desproporcional na mortalidade aconteceu em sub-parcelas com densidade igual ou superior a 32 plantas por 100 m² (Figura 9). Esses efeitos da densidade não foram verificados nas parcelas individualmente. Porém, algumas parcelas apresentaram relação positiva entre a densidade de plântulas novas e a densidade de plântulas sobreviventes em 2002 (Tabela 3). A maioria das parcelas também apresentou relação significativa e positiva entre a densidade de plântulas mortas e a densidade de plântulas, bem como entre a densidade total de plantas mortas e a densidade total da palmeira em 2001 (Tabela 4).

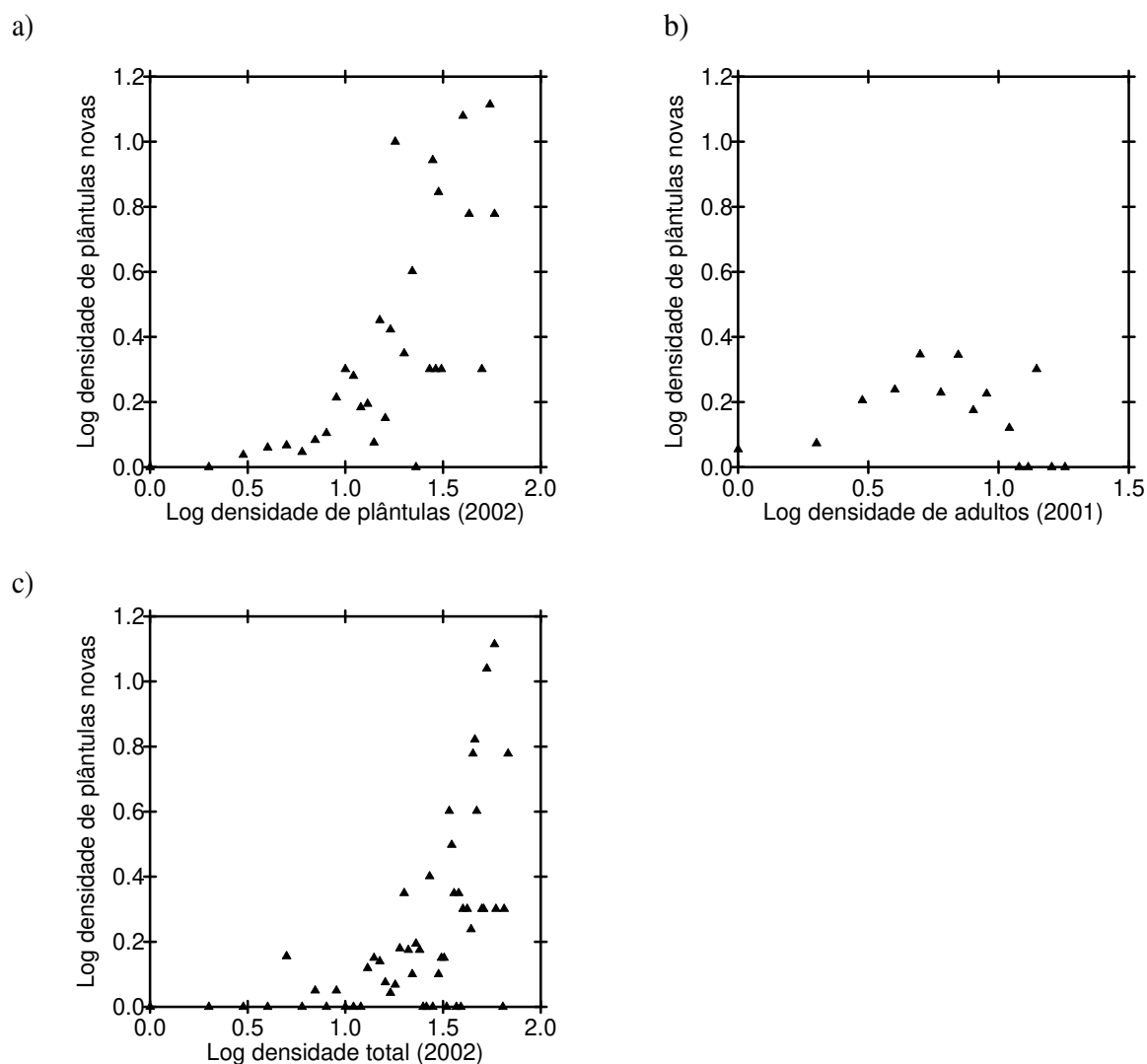


Figura 7 – Relação entre a densidade de plântulas nascidas entre 2001 e 2002 e a densidade: a) de plântulas sobreviventes em 2002, b) de adultos em 2001 e c) total de plantas em 2002, considerando o conjunto de dados de todas as parcelas.

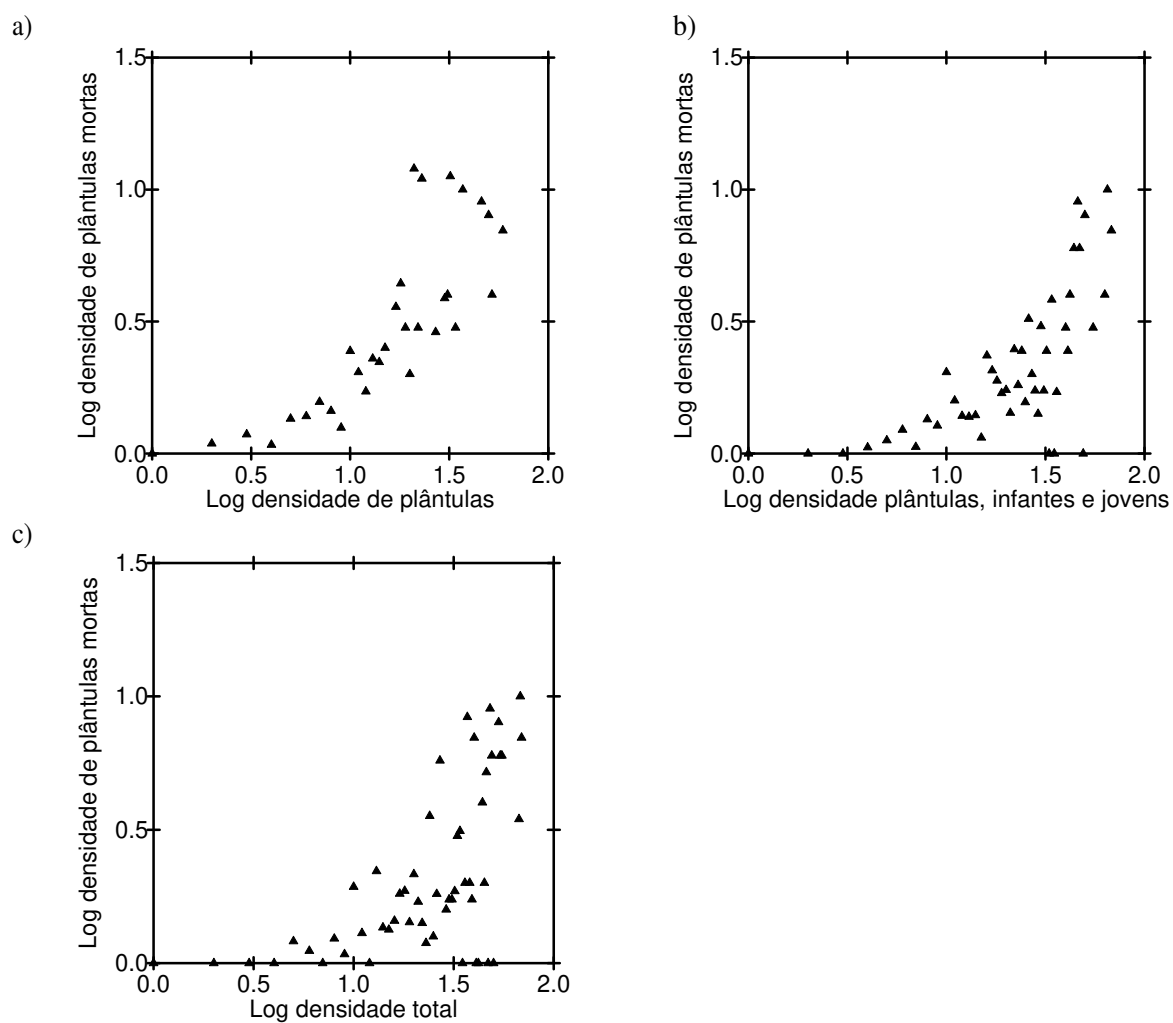


Figura 8 – Relação entre a densidade de plântulas mortas entre 2001 e 2002 e a densidade: a) de plântulas, b) do conjunto de plântulas, infantes e jovens e c) total de plantas em 2001, considerando o conjunto de dados de todas as parcelas.

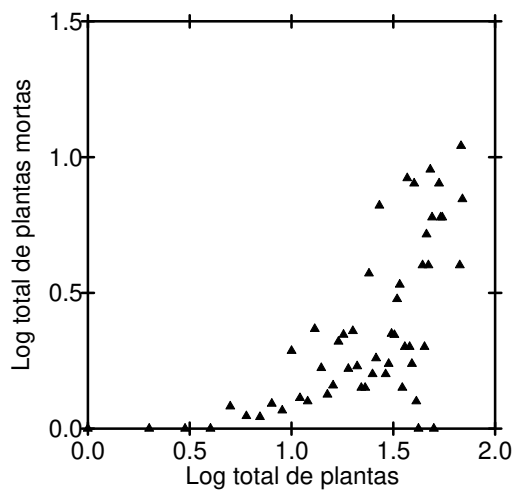


Figura 9 - Relação entre a densidade total de plantas mortas entre 2001 e 2002 e a densidade total de plantas em 2001, considerando o conjunto de dados de todas as parcelas.

Tabela 3 – Relação entre a densidade de plântulas novas (plano) e a densidade de adultos em 2001 (ad) e a densidade de plântulas sobreviventes em 2002 (pla). G: coeficiente de correlação Gamma; p: nível descritivo; ns: não significativo. São mostradas as correlações significativas segundo a correção de Bonferroni ($\alpha=0,05$). Resultados das parcelas R4 e Q4 não são mostrados pois nenhuma das comparações foi significativa. Nome e localização das parcelas como na Figura 2.

	R1		R3		Q1		Q2	
	G	p	G	p	G	p	G	p
Plano x ad		ns		ns		ns	0,62	0,003
Plano x pla	0,86	0,001	0,46	0,007	0,63	0,003	0,9	< 0,001

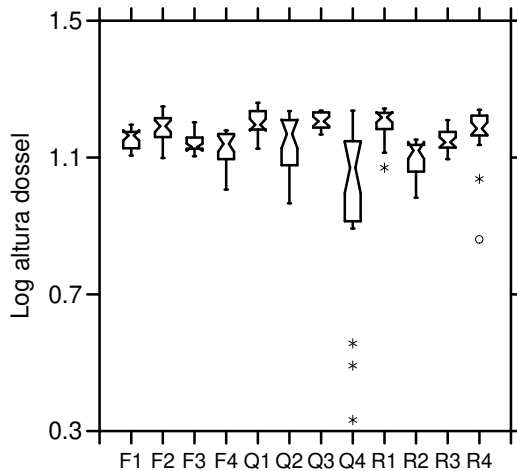
Tabela 4 – Relação entre a densidade de plântulas mortas (plam) e a densidade total (tot), a densidade de plântulas (pla) e a de plântulas, infantes e jovens (pij) em 2001, como também relação entre a densidade total de plantas mortas (totm) e a densidade total de plantas em 2001. G: coeficiente de correlação Gamma; r_M : coeficiente de Mantel padronizado; p: nível descritivo; ns: não significativo. São mostradas as correlações significativas segundo a correção de Bonferroni ($\alpha=0,05$). Resultados da parcela R1 não são mostrados pois nenhuma das comparações foi significativa. Nome e localização das parcelas como na Figura 2.

	R2		R3		R4		Q1		Q2		Q3		Q4		F4	
	G	p	G	p	G	p	G	p	G	p	G	p	r_M	p	r_M	p
Plam x tot		ns	0,49	0,003		ns	0,52	0,005	0,71	<0,001	0,75	<0,001		ns	0,35	0,003
Plam x pla	0,71	0,003	0,80	<0,001	0,5	0,003	0,61	0,001	0,74	<0,001	0,76	<0,001	0,23	0,007	0,44	0,001
Plam x pij		ns	0,45	0,005		ns	0,49	0,009	0,69	<0,001	0,76	<0,001		ns	0,35	0,004
Totm x tot	0,53	0,011	0,50	0,002	0,38	0,017	0,53	0,004	0,72	<0,001	0,75	<0,001		ns	0,48	0,001

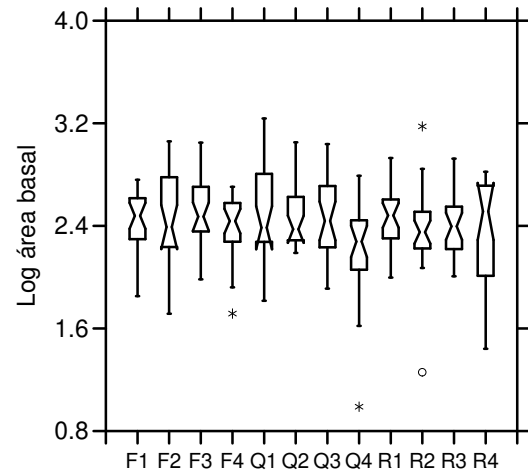
b) Caracterização ambiental

A comparação dos valores das variáveis ambientais entre as parcelas evidenciou certo grau de heterogeneidade espacial em relação à maioria dos fatores analisados (Figura 10). A área basal foi a única variável cuja distribuição não diferiu entre as parcelas, apresentando maior variação na R4 e menor na R2 (Figura 10b). As parcelas com as maiores medianas da altura do dossel foram R1, R4, Q1, Q3 e F2, sendo que Q4 teve a menor mediana e a maior variabilidade interna (Figura 10a). A densidade de bambus foi semelhante nas parcelas F2, Q4, R2 e R4, porém a maior variação foi verificada na R2 (Figura 10c). F1 apresentou a maior mediana da declividade (Figura 11a). A maior mediana da cobertura do dossel foi registrada na F3, além da tendência de ser menor e mais variável na Q4; as menores variabilidades foram observadas na R1 e na Q3 (Figura 10e). As menores medianas da cobertura do sub-bosque foram verificadas na F2 e na F3, enquanto a maior ocorreu na Q4 (Figura 10d). A menor variação em relação à exposição ao norte foi observada na Q3 e na F1 (Figura 11b).

a)



b)



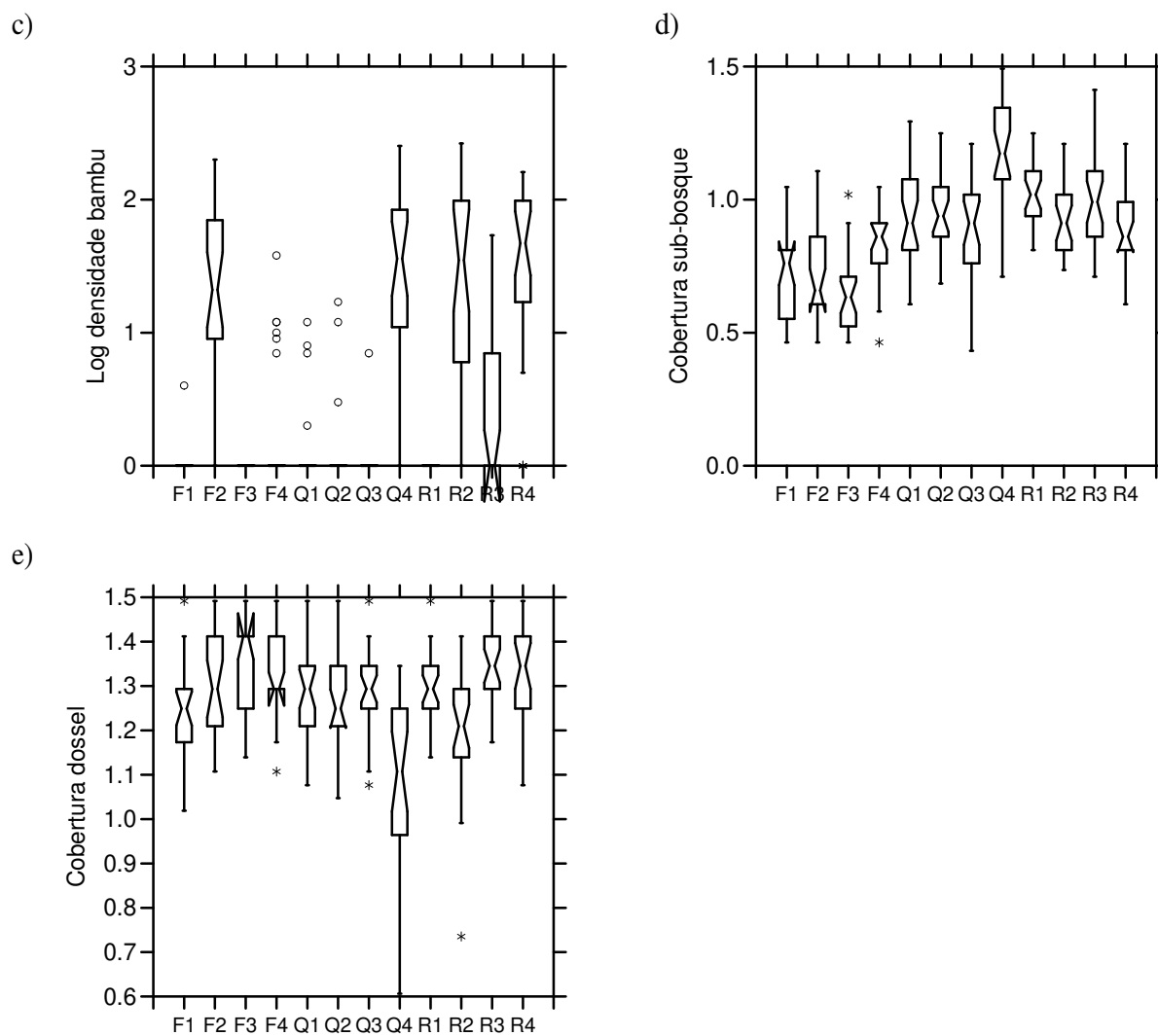


Figura 10 – Distribuição da variação das variáveis que representam a estrutura da vegetação por parcela. Os valores das variáveis: cobertura do dossel e do sub-bosque referem-se ao arcosseno da raiz quadrada da proporção. Símbolos do box-plot e localização das parcelas como na Figura 2.

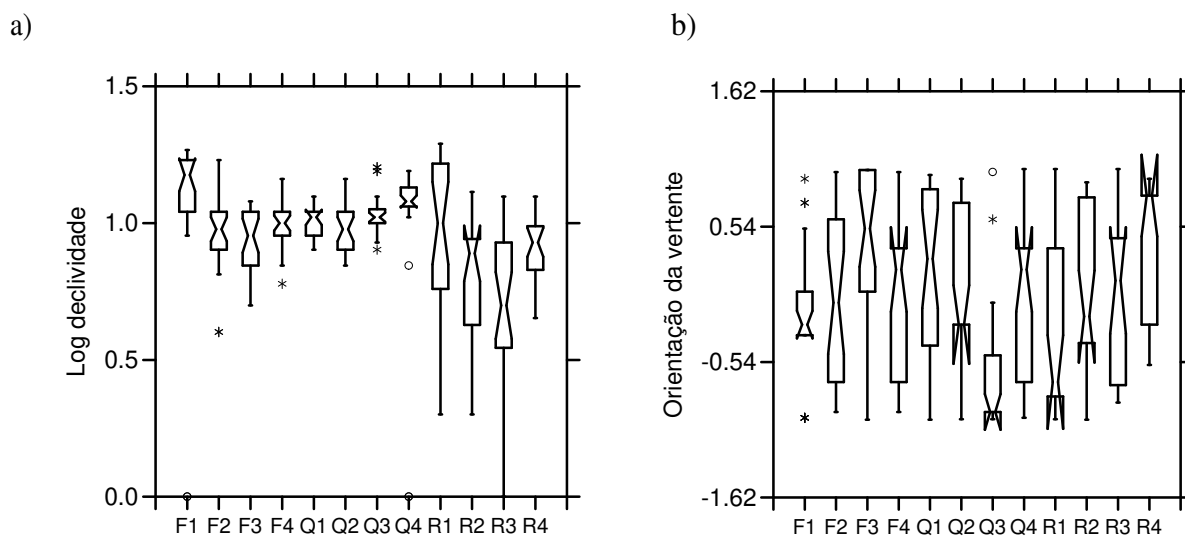
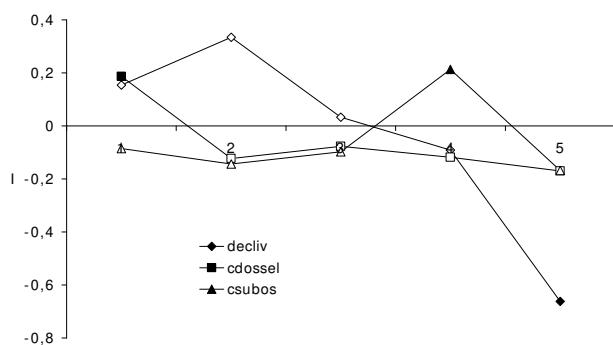


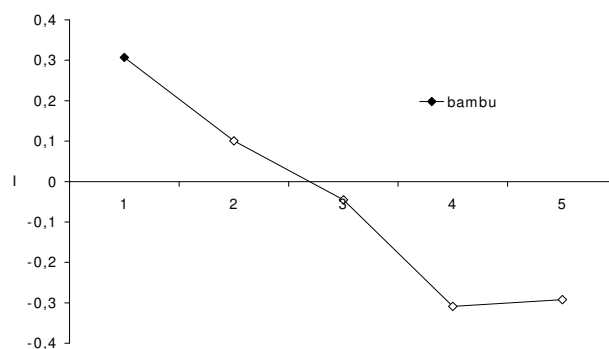
Figura 11 – Distribuição da variação das variáveis topográficas por parcela. Os valores de orientação da vertente correspondem ao cosseno do ângulo em relação ao norte (igual a 0°). Símbolos do box-plot e localização das parcelas como na Figura 2.

Todas as parcelas apresentaram estrutura espacial em pelo menos uma das variáveis ambientais estudadas (Figura 12 a 14). Do total de 22 variáveis estruturadas no espaço, em todas as parcelas, em 17 delas o coeficiente I de Moran foi significativo e positivo na primeira e/ou segunda classe de distância, indicando que pontos distantes até 20m possuíam valores semelhantes dessas variáveis (Figura 12 a 14).

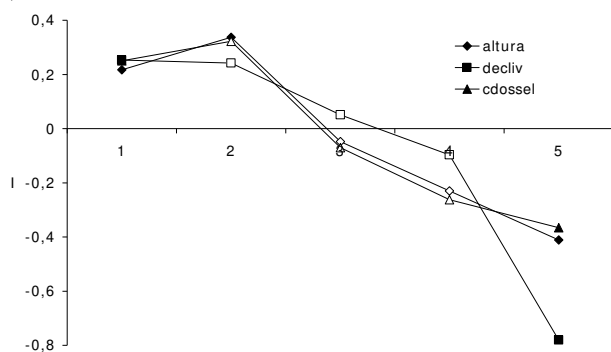
a) R1



b) R2



c) R3



d) R4

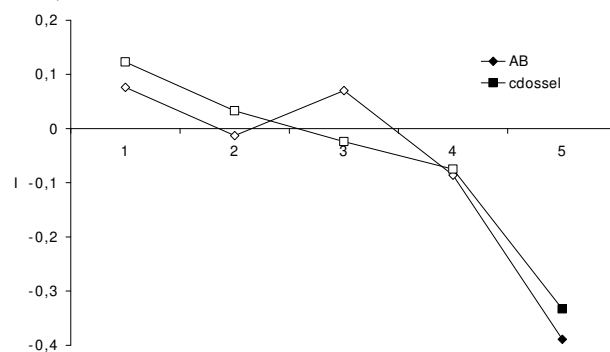
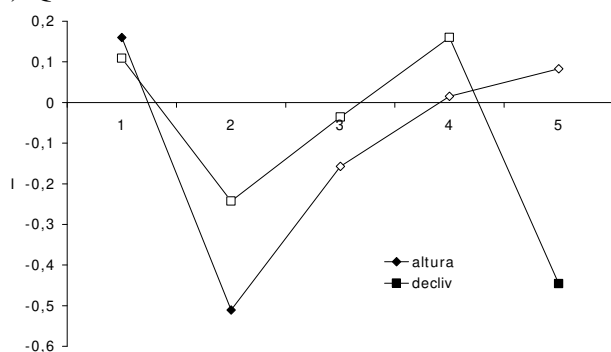
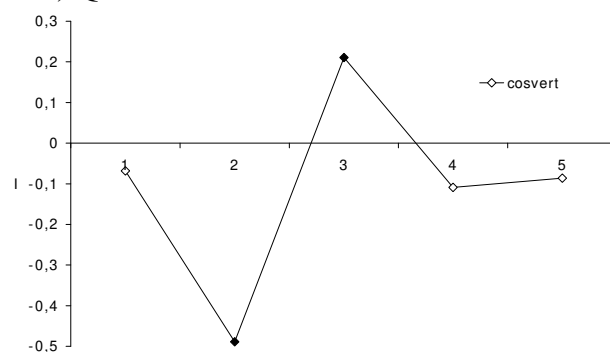


Figura 12 - Correlogramas das variáveis ambientais por parcela na Represa. São mostrados apenas os correlogramas significativos. Os símbolos preenchidos representam coeficientes significativos em determinada classe de distância.

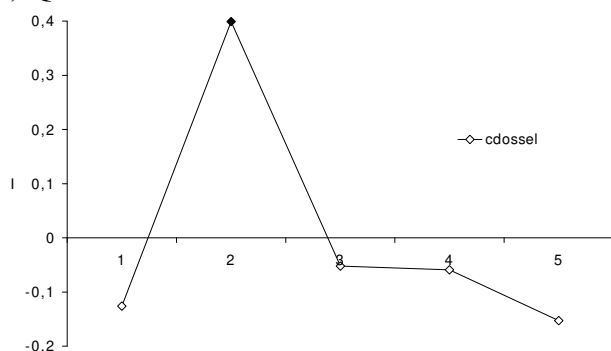
a) Q1



b) Q2



c) Q3



d) Q4

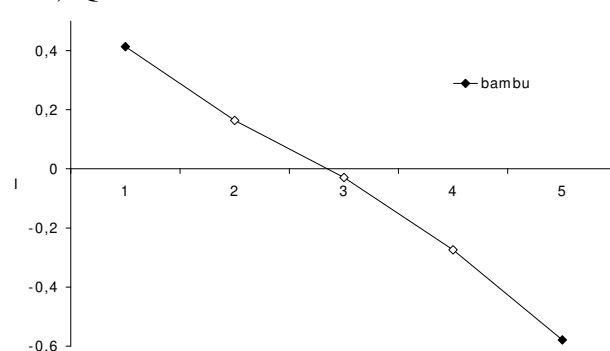


Figura 13 - Correlogramas das variáveis ambientais por parcela no Quilombo. São mostrados apenas os correlogramas significativos. Os símbolos preenchidos representam coeficientes significativos em determinada classe de distância.

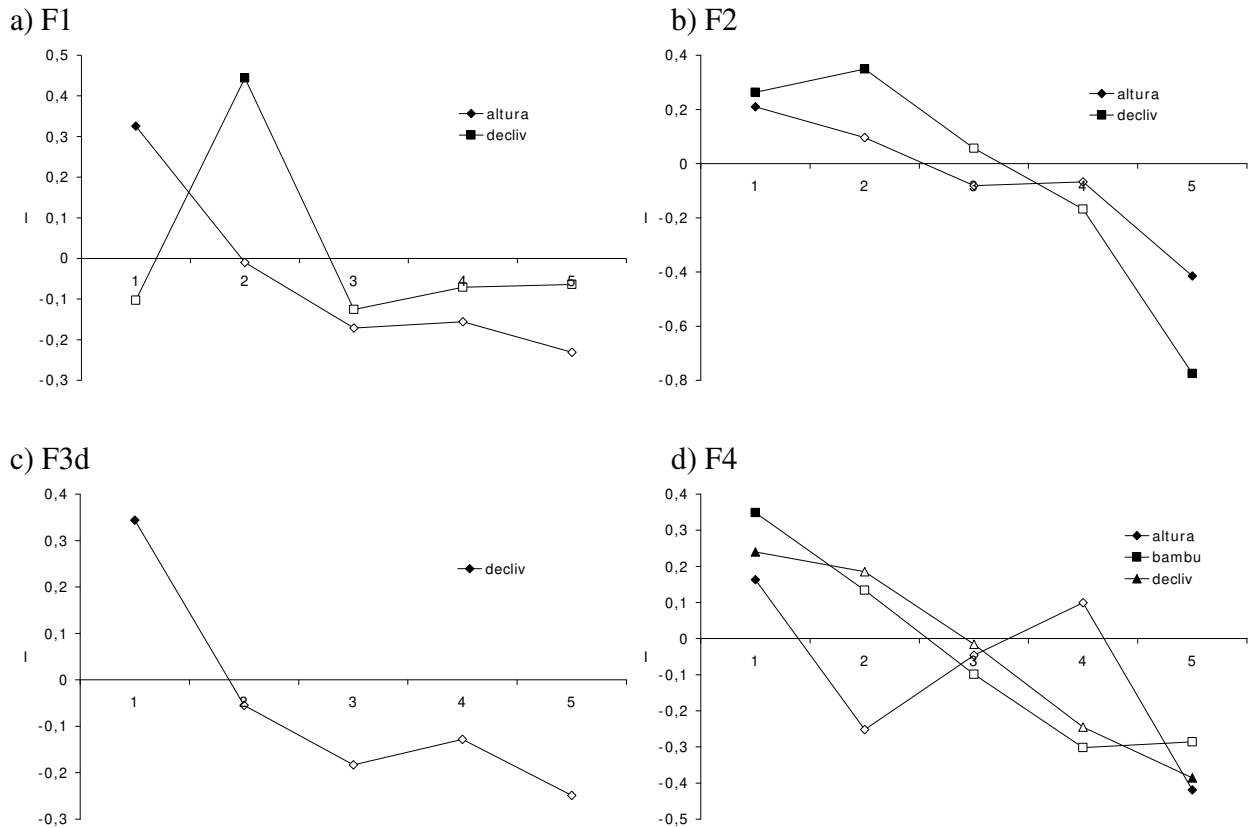


Figura 14 - Correlogramas das variáveis ambientais por parcela na Ferrovia. São mostrados apenas os correlogramas significativos. Os símbolos preenchidos representam coeficientes significativos em determinada classe de distância.

c) Relação entre a densidade de *L. hoehnei* e o ambiente

Foi verificada correlação significativa entre a densidade de *L. hoehnei* e três das sete variáveis ambientais analisadas, em cinco parcelas. A densidade de adultos apresentou relação negativa com a declividade na parcela R1 ($r_M = -0,18$, $p = 0,026$). A densidade total de plantas ($r_M = 0,22$, $p = 0,013$) e de jovens ($r_M = 0,23$, $p = 0,017$) na F3, bem como a densidade total ($r_M = 0,23$, $p = 0,014$) na R3 apresentaram relação positiva com a declividade. A densidade de plântulas estava negativamente correlacionada com a densidade de bambus na parcela R2 ($r_M = -0,10$, $p = 0,032$), como a densidade total ($G = -0,70$, $p = 0,009$) e a de adultos ($G = -0,91$, $p = 0,002$) mostraram relação negativa com a densidade de bambus na parcela Q1. A densidade total de plantas aumentou com o aumento da altura do dossel na parcela R3 ($r_M = 0,49$, $p = 0,002$).

Considerando os dados de todas as parcelas, verificou-se a tendência de diminuição da densidade total de *L. hoehnei* com o aumento da declividade (Figura 13c). Apesar de nenhuma parcela apresentar relação significativa entre a densidade e a cobertura do sub-bosque, ao analisar os dados

de todas as parcelas foi possível notar uma tendência de aumento da densidade de plântulas e de jovens com o aumento da cobertura do sub-bosque (Figura 13a,b).

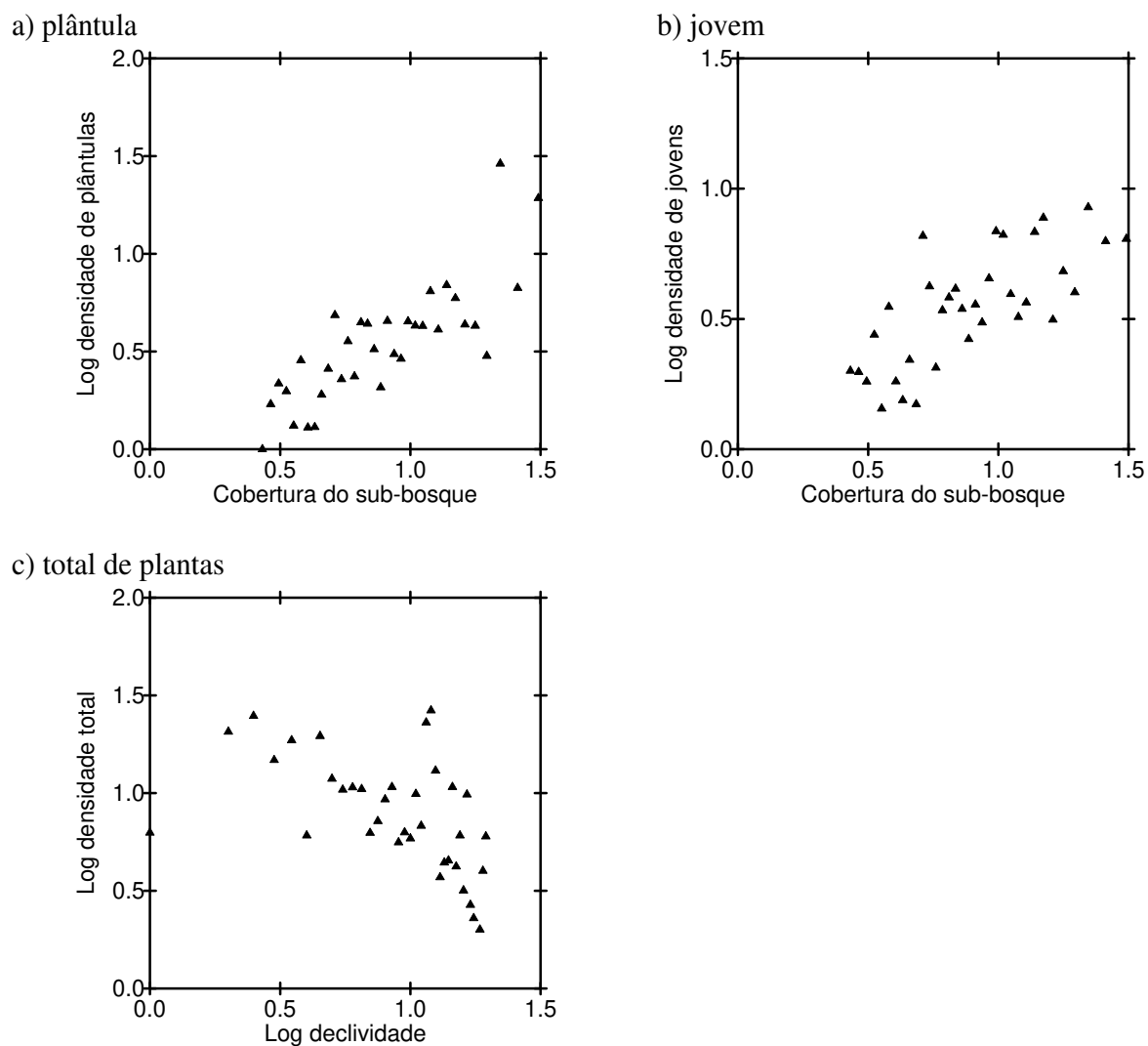


Figura 13 – Relação entre a densidade de plântulas (a) e de jovens (b) e a cobertura do sub-bosque, e entre a densidade total de plantas e a declividade, considerando o conjunto de dados de todas as parcelas.

Escala local e mesoescala

A mediana da densidade total de *L. hoehnei* variou de 96 a 559 plantas por parcela (2.500 m²) entre as áreas de estudo, sendo que a mediana do número de adultos variou de 4, na Ferrovia, a 107 na Represa. A densidade total de *L. hoehnei*, bem como a densidade por estágio não diferiu nos dois anos de estudo, nas três áreas (Figura 14). A Represa apresentou as maiores medianas do número de infantes, jovens e adultos por parcela, enquanto a densidade total e de plântulas não foi diferente na Represa e no Quilombo. A Ferrovia foi a área que apresentou a maior variabilidade na densidade de

plantas entre as parcelas, como também as menores medianas do total de plantas, de plântulas e de adultos (Figura 14).

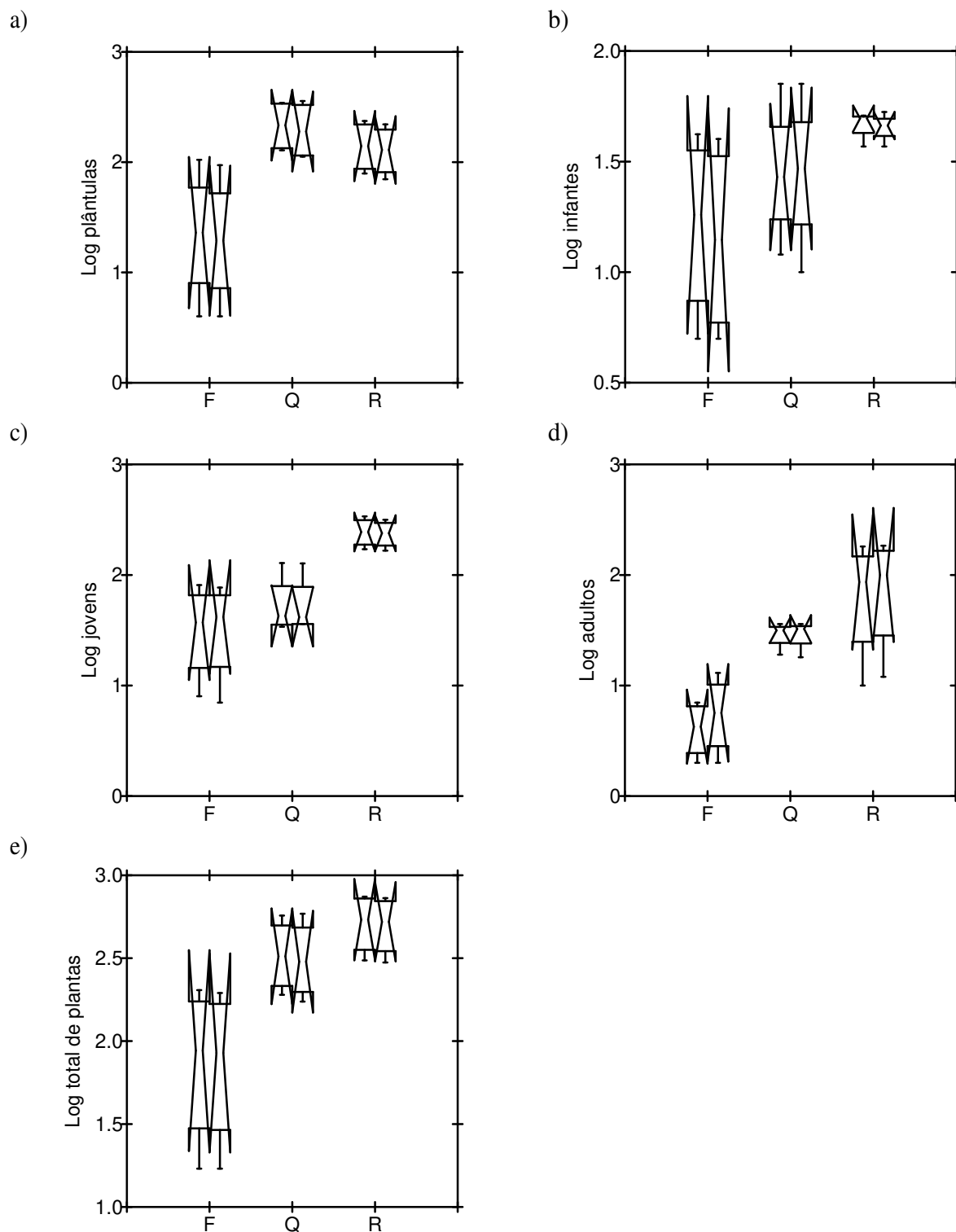
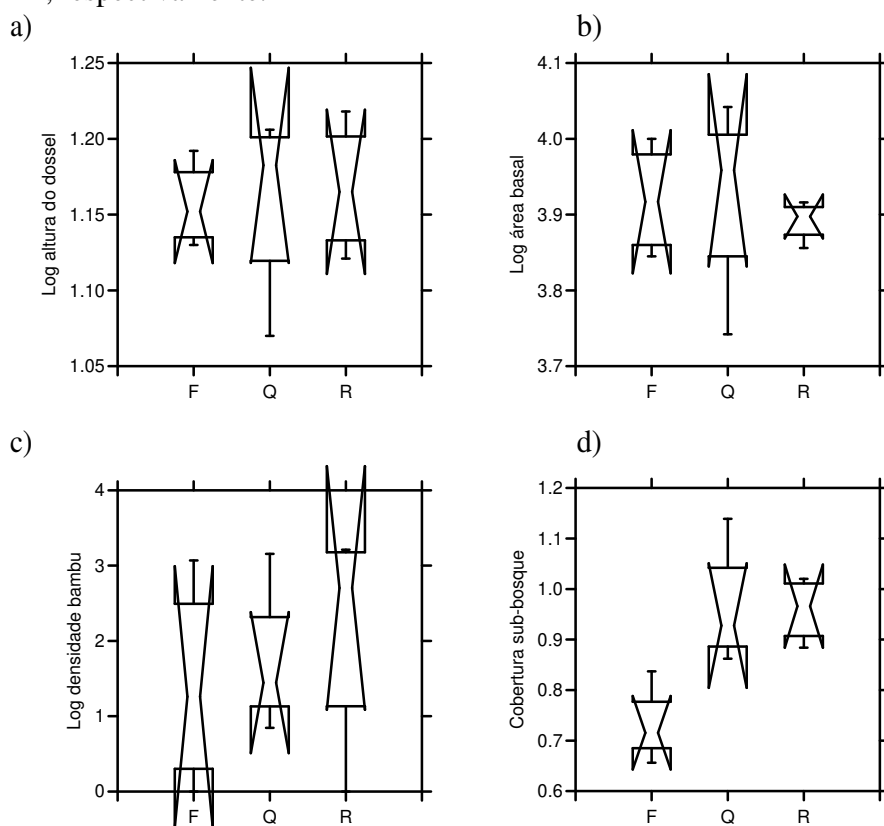


Figura 14 - Densidade de indivíduos por parcela de 2.500 m² nas três áreas de estudo: F – Ferrovia, Q – Quilombo, R – Represa. A primeira caixa de cada área corresponde à densidade em 2001 e a segunda, ao ano 2002. Símbolos do box-plot como na Figura 2.

A altura do dossel, a densidade de bambus, a área basal, a cobertura do dossel e a orientação da vertente não diferiram entre as três áreas de estudo (Figura 15). A declividade foi menor na Represa e menos variável no Quilombo (Figura 15f), enquanto a cobertura do sub-bosque foi menor na Ferrovia (Figura 15d). As diferenças observadas foram relacionadas principalmente com a variabilidade entre as parcelas. A altura do dossel, a densidade de bambus e a orientação da vertente apresentaram grande variabilidade, em todas as áreas (Figura 15a,c,g). A área basal foi pouco variável na Represa; a cobertura do dossel foi mais homogênea entre as parcelas da Ferrovia e mais variável no Quilombo (Figura 15e).

Não foi encontrada nenhuma correlação significativa entre a densidade de *L. hoehnei* e as variáveis ambientais nas análises em escala local e mesoescala.

Comparando-se a variabilidade das variáveis ambientais entre as três escalas de análise, expressa pela distância inter-quartil, observou-se que elas apresentaram maior variabilidade na microescala, com exceção da densidade de bambus, com maior variação na escala local (Ferrovia). A parcela Q4 apresentou a maior variabilidade na altura e na cobertura do dossel, além da cobertura do sub-bosque. A maior variabilidade na declividade e na área basal foram verificadas nas parcelas R1 e R4, respectivamente.



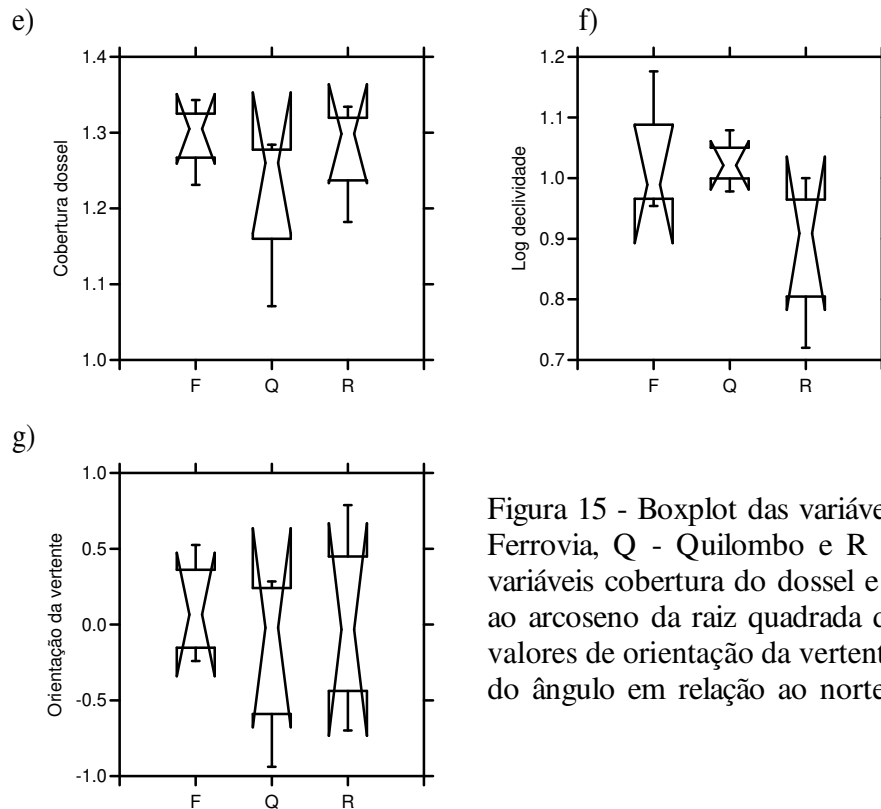


Figura 15 - Boxplot das variáveis ambientais por área: F - Ferrovia, Q - Quilombo e R - Represa. Os valores das variáveis cobertura do dossel e do sub-bosque referem-se ao arcoseno da raiz quadrada da proporção, enquanto os valores de orientação da vertente correspondem ao cosseno do ângulo em relação ao norte (igual a 0°). Símbolos do

Discussão

a) Densidade de *Lytocaryum hoehnei*

Nove das doze parcelas apresentaram a densidade total de *L. hoehnei* estruturada espacialmente, sendo que sub-parcelas vizinhas possuíam densidades semelhantes. Apesar do coeficiente *I* de Moran não indicar o tipo de padrão espacial – aleatório, agregado ou uniforme – valores significativos e positivos na primeira classe de distância indicam que os indivíduos distribuem-se de forma agrupada, ou seja existem locais com maior concentração de indivíduos e outros com menor concentração. O registro de coeficientes não significativos ou significativos e negativos nas demais classes de distância reforça essa idéia de que porções de hábitat separadas por distâncias maiores ou iguais a 20 m ou possuem densidades diferentes da palmeira ou possuem densidades que são aleatórias, ou seja não previsíveis.

A relação entre a densidade dos estádios de *L. hoehnei* variou no espaço e no tempo, indicando que deve haver variação espacial e temporal nas próprias relações funcionais entre os estádios, sendo que essas variações devem estar ligadas às características ambientais das parcelas. A relação espacial entre as plantas nos estádios iniciais da ontogenia e os adultos foi verificada em algumas palmeiras (Barot *et al.* 1999a; Reis *et al.* 1996; Souza 2004). A relação positiva entre a

densidade de adultos de *L. hoehnei* e de plantas no início do ciclo vital (plântulas e infantes) pode representar a influência dos adultos por meio da reprodução e do sombreamento, que é favorável ao desenvolvimento das plantas nestes estádios (Capítulo 2). A relação entre a densidade dos demais estádios deve indicar que as plantas ocorrem em ambientes com características similares.

No presente estudo, foi verificada a ocorrência de maior densidade de plântulas em locais com maior densidade de adultos, independentemente da densidade de plantas nas parcelas. Essa relação positiva pode evidenciar a dispersão restrita das sementes, cuja distribuição espacial determina a localização potencial do recrutamento, servindo como um molde para os processos que agem posteriormente (Nathan & Muller-Landau 2000). A dispersão restrita reforça um efeito somatório, ou seja, onde existem mais adultos são produzidas mais sementes e, conseqüentemente, mais plântulas ao longo do tempo. No ano 2000, foi realizado um experimento piloto para avaliar a taxa e a distância de remoção de sementes de *L. hoehnei* na Represa, onde se verificou que 34,5 % das sementes foram dispersas a uma distância máxima igual a 112 cm (n=8) (Ferraz & Rennó 2000). Apesar do pequeno número de sementes acompanhado, esse estudo piloto ofereceu indícios da dispersão restrita das sementes da palmeira, que pode determinar a distribuição espacial agregada dos indivíduos mesmo em ambientes homogêneos (Tilman *et al.* 1997).

A ausência de relação entre a densidade de adultos e de infantes pode sugerir a não correspondência entre os ambientes favoráveis para estes dois estádios. Nesse sentido, pode-se imaginar que as plântulas que estão em locais em que não há alta densidade de adultos apresentam maior chance de passarem ao estágio infante. A ausência de relação entre a densidade de plântulas e de infantes, na maioria das parcelas, pode sugerir que a transição de plântulas para infantes acontece principalmente em locais onde as plântulas não se encontram em alta densidade. Essa idéia é reforçada pelo fato de que as duas parcelas onde as densidades de plântulas e de infantes estavam significativa e positivamente correlacionadas (R2 e F4) possuíam baixa densidade de plântulas. A relação positiva entre a densidade de infantes e de jovens em algumas parcelas indica que ambos estádios ocorrem em locais com características similares, da mesma maneira que no caso das parcelas onde a densidade de jovens estava relacionada com a de adultos. Nessas parcelas, a relação positiva entre os estádios também pode indicar que os locais com maiores densidades de infantes são favoráveis à transição para o estágio jovem, bem como locais com maior densidade de jovens são favoráveis à transição para o estágio adulto.

Quando considerados os dados de todas as parcelas verificou-se que a densidade de plântulas novas aumentou até uma determinada densidade de adultos, a partir da qual apresentou tendência de

diminuição. Isto poderia ser devido a menor fertilidade dos adultos que ocorrem em altas densidades, como também a predação ou o parasitismo poderiam levar as sementes à morte, à medida que aumenta sua densidade. Apesar da correlação positiva entre a densidade de plântulas novas e a de adultos ter sido observada em apenas uma parcela, a densidade das plântulas novas estava positivamente correlacionada com a densidade das plântulas já existentes, na metade das parcelas onde houve nascimento de plântulas. O efeito positivo da densidade de plântulas e do total de plantas sobre a densidade de plântulas novas foi verificado quando considerados os dados de todas as parcelas. Esses resultados sugerem que existem sítios favoráveis para a germinação e para a sobrevivência inicial das plântulas, que correspondem aos locais onde se encontra a maior densidade de plântulas. Ainda, esses sítios favoráveis também parecem corresponder aos locais onde se localizam as plantas adultas, já que na maioria das parcelas as maiores densidades de plântulas eram encontradas em locais com as maiores densidades de adultos.

A densidade de plântulas mortas aumentou desproporcionalmente com o aumento da densidade total de plantas, de plântulas e do conjunto de plântulas, infantes e jovens, evidenciando um efeito negativo da densidade sobre a mortalidade. Apesar desse efeito negativo da densidade não ter sido verificado nas parcelas individualmente, em oito delas a densidade de plântulas mortas foi maior em locais com maior densidade de plantas. Em metade destas parcelas, a distribuição espacial das plântulas mortas pareceu ser determinada pela distribuição das plantas às quais elas estavam correlacionadas: na Q4 e na F4, tanto a densidade de plantas como a densidade de plântulas mortas estavam estruturadas espacialmente, enquanto nas parcelas Q1 e Q2 verificou-se a distribuição aleatória das plantas vivas e mortas. Nas demais parcelas (R2, R3, R4 e Q3) apenas a densidade das plantas vivas apresentou estrutura espacial, enquanto a densidade de plântulas mortas estava distribuída aleatoriamente. Portanto, nestas parcelas a distribuição das plântulas mortas deve resultar da interação com fatores não analisados.

Os resultados permitiram propor um cenário geral da distribuição espacial das plantas nas fases iniciais da ontogenia de *L. hoehnei*, que pode apresentar alterações de acordo com a heterogeneidade ambiental local. A dispersão primária barocórica, que deposita as sementes sob a copa dos parentais, e a dispersão secundária restrita a curtas distâncias, parecem influenciar a distribuição espacial da germinação, que acontece em determinados sítios cujas características ambientais são favoráveis para a sobrevivência das plântulas. Esses sítios correspondem justamente àqueles já ocupados pelas plântulas mais velhas e pelos adultos. No entanto, deve haver um limite para o adensamento de plântulas visto que a sua mortalidade sofre um efeito negativo da densidade das próprias plântulas, bem como da densidade do conjunto de plântulas, infantes e jovens e do total

de plantas de todos os estádios. Igualmente, deve haver um limite para o adensamento do total de plantas, evidenciado pelo efeito negativo da densidade total sobre a mortalidade total de *L. hoehnei*. No entanto, como enfatizado por Schupp (1992), a mortalidade dependente de densidade ou de distância na escala de poucos metros não se traduz necessariamente em mortalidade densidade-dependente na escala da população, nem é obrigatoriamente evidência de uma força estabilizadora da população (Berryman *et al.* 2002; Sale & Tolimieri 2000).

A distribuição espacial e, mais especificamente, o espaçamento entre os indivíduos não devem resultar apenas da ação de mecanismos dependentes da densidade. A variação espacial e temporal na distribuição dos organismos pode ser determinada tanto por processos independentes como dependentes da densidade, bem como pela combinação dos dois tipos de processos (He *et al.* 1997).

b) Relação entre a densidade de L. hoehnei e o ambiente

Os resultados evidenciaram diferentes graus de heterogeneidade ambiental conforme a escala e a variável analisada. Quanto menor a extensão considerada, maior a variabilidade na maioria das variáveis ambientais, o que concorda com o encontrado em outros estudos (Clark & Clark 2000; Svenning 2001b).

Todas as parcelas apresentaram pelo menos uma variável estruturada espacialmente, da mesma maneira que todas as variáveis ambientais analisadas estavam estruturadas em pelo menos uma parcela. A declividade apresentou estrutura espacial em sete parcelas, enquanto a altura do dossel e a densidade de bambus, em cinco e três parcelas, respectivamente. Clark *et al.* (1996) também verificaram estrutura espacial na altura do dossel de uma floresta tropical úmida na Costa Rica, sendo que pontos distantes menos de 15 m apresentavam valores semelhantes e pontos separados por 25 a 50 m, alturas diferentes. Conforme verificado na floresta tropical sazonalmente decídua estudada por Becker & Smith (1990 *apud* Clark *et al.* 1996), não era possível prever os valores da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) entre as amostras com mais de 5 m de distância. Baseados nesses resultados, Clark *et al.* (1996) recomendaram que a amostragem da altura do dossel e do fator global de sítio (GSF) seja feita em intervalos de 20 a 25 m para garantir a independência das amostras, em florestas tropicais chuvosas e úmidas. Os resultados do presente estudo confirmam essa sugestão, visto que a altura do dossel apresentou valores significativos e positivos do coeficiente *I* de Moran apenas na primeira e na segunda classe de distância, ou seja até 20 m.

Mesmo que correlação não signifique causalidade, a ausência de correlação é suficiente para abandonar a hipótese de uma ligação causal entre duas variáveis (Legendre & Fortin 1989). A correlação negativa entre a densidade total, de plântulas e de adultos de *L. hoehnei* e a densidade de bambus evidenciou o efeito inibidor dos bambus para o desenvolvimento das plantas. *Merostachys riedeliana* pode alterar a fisionomia e a estrutura de florestas semidecíduas, como a estudada por Oliveira-Filho *et al.* (1994), sendo que Guilherme (1999) encontrou uma forte influência negativa no recrutamento de espécies arbóreas.

A distribuição de muitas espécies de palmeiras é estruturada pela heterogeneidade topográfica em diferentes escalas (Clark *et al.* 1995; Svenning 1999, 2001a). Apesar das plantas não responderem a topografia “per se”, a topografia influencia muitos fatores que são importantes para as plantas: as condições edáficas, como drenagem e susceptibilidade a seca, a espessura da serrapilheira, o regime de distúrbios, a heterogeneidade do dossel, as interações bióticas (Svenning 2001b). A relação positiva entre a densidade de *L. hoehnei* e a declividade, observada na R3 e na F3, diferiu da tendência de declínio da densidade de plantas conforme o aumento da declividade, verificada ao analisar os dados de todas as parcelas. Isso poderia se dever ao fato de que a parcela R3 apresentou os menores valores e a F3, uma pequena amplitude de variação da declividade. A parcela R1, em que se observou diminuição da densidade de adultos com o aumento da declividade, correspondeu a parcela com a maior variabilidade interna da declividade. Apesar da orientação da vertente ser relevante em muitas florestas, principalmente por relacionar-se aos níveis de luz que penetram no sub-bosque (Svenning 2001a,b), o presente estudo não encontrou nenhuma relação com a densidade da palmeira em nenhuma escala, talvez pelo fato dos locais estudados localizarem-se em topos de morro, que já recebem luz abundante. A orientação da vertente deve exercer maior influência em matas de encosta e de fundo de vale.

A densidade total de *L. hoehnei* aumentou conforme aumentou a altura do dossel, na parcela R3. A altura do dossel tem sido utilizada como um indicador da quantidade de luz que atinge o sub-bosque, sendo que um dossel mais alto indicaria menos luz incidente (Brokaw 1982; Svenning 1999). Nesse sentido, a relação positiva entre a densidade e a altura do dossel concorda com o esperado para espécies tolerantes à sombra, como é o caso de *L. hoehnei* (Capítulo 2). Entretanto, o fato dessa relação ter sido verificada em apenas uma parcela pode sugerir que a altura do dossel não é um bom indicador do ambiente luminoso do sub-bosque ou que a luz, nos níveis verificados nas parcelas estudadas, não é um fator importante para a estruturação da densidade de *L. hoehnei*. Clark *et al.* (1996) argumentaram que a previsão da luminosidade do sub-bosque baseada nas características do

dossel não pode ser feita de maneira direta. Um dos motivos é a incidência de luz lateral em locais com dossel alto, que pode resultar em um sub-bosque tão iluminado quanto uma clareira.

Os níveis de cobertura do sub-bosque e do dossel e a área basal podem refletir a quantidade de luz que atinge o sub-bosque, porém essa relação é complexa e não parece ser previsível na floresta estudada, o que pode justificar a ausência de correlação entre essas variáveis e a densidade de *L. hoehnei*.

O fato da correlação entre a densidade de *L. hoehnei* e a declividade, e entre a densidade de bambus e a altura do dossel terem sido verificadas apenas em algumas parcelas sugere que as possíveis relações funcionais entre a densidade e estas variáveis sofrem influência de outros fatores. A heterogeneidade espacial dos diversos fatores ambientais, que altera as características do ambiente como um todo, deve ser responsável pela variação espacial das relações entre a densidade e os fatores ambientais.

A correlação entre a densidade de adultos e a declividade na parcela R1, somada ao fato de ambas estarem estruturadas espacialmente nessa parcela, sugere que, pelo menos em parte, a estrutura espacial da densidade de plantas deve ser determinada pela estrutura espacial da declividade. O mesmo parece acontecer nas parcelas R2, R3 e F3, em que a densidade da palmeira e as variáveis ambientais relacionadas com a densidade estavam estruturadas no espaço. Esses resultados sugerem que a estruturação da densidade de *L. hoehnei* deve ter sido influenciada pela estruturação das variáveis às quais a densidade estava correlacionada. A ausência de estrutura espacial na densidade de *L. hoehnei*, verificada nas parcelas Q1, Q2 e F1, pode ser ocasionada pela distribuição espacial aleatória dos fatores ambientais que influenciam a ocorrência da palmeira. Essa idéia é exemplificada pelo encontrado na parcela Q1, onde as variáveis estruturadas espacialmente – altura do dossel e declividade – não apresentaram relação com a densidade de *L. hoehnei*. A variável que apresentou correlação com a densidade da palmeira foi a densidade de bambus, que não estava estruturada no espaço. Nas parcelas Q2 e F1, a densidade da palmeira não estava correlacionada a nenhuma das variáveis ambientais estudadas. Em metade das parcelas a densidade da palmeira apresentou estrutura espacial, porém não foi observada correlação significativa entre a densidade e as variáveis ambientais. Nessas parcelas é possível que a estruturação da densidade resulte da interação com fatores ambientais não estudados ou que os processos envolvidos com a variação na densidade geraram autocorrelação espacial na densidade da palmeira (Legendre & Legendre 1998).

Entender a importância do ambiente na determinação da distribuição espacial das plantas requer o conhecimento da variação temporal e espacial dos fatores ambientais e da dinâmica

populacional (Barot *et al.* 1999a; Kerstin *et al.* 2000; Souza & Martins 2002). Muitos estudos relataram a grande variação ambiental em diferentes escalas de tempo, cuja influência nas populações dependeu da variável considerada. Um exemplo é a luminosidade no sub-bosque, que pode ser mais variável entre dias nublados e ensolarados do que entre estações do ano (Chazdon & Fetcher 1984). No caso da floresta semidecídua estudada por Bianchini *et al.* (2001), a variação sazonal no índice de cobertura do dossel estava relacionada com o grau de decíduidade da área. Smith *et al.* (1992) relataram baixa correlação entre as medidas de luz nos dois anos de estudo, o que pode estar associado com a dinâmica de abertura e fechamento do dossel: o rápido crescimento vegetativo nas clareiras das florestas tropicais limitou a duração da influência das aberturas no dossel nos níveis de luz do sub-bosque (Denslow *et al.* 1998; Sterck *et al.* 1999), o que por sua vez pode interferir no crescimento das plantas. O presente estudo não registrou variações na densidade e na distribuição espacial de *L. hoehnei* entre os anos, o que pode sugerir que a relação entre a densidade das plantas e as características do ambiente também não devem apresentar variação significativa nessa escala de tempo.

Apesar da relevância de se entender os aspectos relacionados à variabilidade nas pequenas extensões, que podem ser determinados por fenômenos estocásticos, a análise dos padrões em escalas mais amplas pode permitir algumas generalizações (Levin 1992). Nos sistemas em que os distúrbios localizados são importantes, a dinâmica em pequenas extensões é imprevisível (exceto em termos de médias de um longo período de tempo), como é o caso das florestas cuja dinâmica é regida pela abertura e fechamento de clareiras naturais no dossel (Levin 1992). Nessas condições, à medida que a escala de análise estende-se para além da extensão dos distúrbios individuais, a variabilidade declina e a previsibilidade aumenta (Levin 1992). No caso do presente estudo, não foi detectada nenhuma correlação significativa entre a densidade de *L. hoehnei* e as variáveis ambientais, tanto na escala local como na mesoescala, o que pode indicar a maior importância dos processos em microescala para estruturar a distribuição da palmeira.

A heterogeneidade ambiental, a distribuição espacial e a demografia das populações de plantas interagem de maneira complexa (Barot *et al.* 1999a). Uma análise que relacione diretamente a distribuição espacial das plantas e as características ambientais é necessária para avançar no entendimento das respostas populacionais aos distintos ambientes da floresta. Associada a isso, a experimentação deve ser priorizada em estudos futuros que pretendam conhecer os processos e os mecanismos geradores e mantenedores da distribuição das plantas. Vários estudos têm registrado a variação no padrão espacial das populações entre áreas (Barot *et al.* 1999a; Fonseca *et al.* 2004; Souza & Martins 2002). No entanto, estudos que integram todos os aspectos mencionados acima são muito

raros e recentes, como por exemplo o de Svenning (2002), que mostrou que os efeitos da abertura do dossel na performance individual da palmeira *Geonoma macrostachys* influenciou fortemente a taxa de aumento populacional. A heterogeneidade ambiental e a estrutura espacial de *L. hoehnei* relacionaram-se de maneira complexa, sendo que a interação entre elas e a variação espacial dessa interação devem influenciar diferentemente os processos demográficos das populações da palmeira na reserva. No entanto, como não houve diferença entre as áreas de estudo em relação à maioria das variáveis ambientais (escala local) é possível que a demografia das populações de cada área sejam semelhantes entre si.

Literatura Citada

- Augspurger, C. K. 1983. Seed dispersal of the tropical tree *Platydictyon elegans* and the escape of its seedlings from fungal pathogens. *Journal of Ecology*. 71: 759-772.
- Barot, S.; Gignoux, J.; Menaut, J-C. 1999a. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology*. 80: 1987-2005.
- Barot, S.; Gignoux, J.; Menaut, J-C. 1999b. Seed shadows, survival and recruitment: how simple mechanisms lead to dynamics of population recruitment curves. *Oikos*. 86: 320-330.
- Batista, J. L. F. 1994. *Spatial dynamics of trees in Brazilian Atlantic tropical forest under natural and managed conditions*. Tese (Doutorado). Universidade de Washington.
- Berryman, A. A.; Arce, M. L.; Hawkins, B. A. 2002. Population regulation, emergent properties, and a requiem for density dependence. *Oikos*. 99: 600-606.
- Bianchini, E.; Pimenta, J. A.; Santos, F. A. M. dos. 2001. Spatial and temporal variation in the canopy cover in a tropical semi-deciduous forest. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 44: 269-276.
- Brokaw, N. V. L. 1982. Treefalls: frequency, timing, and consequences. In Leigh Jr., E. G.; Rand, A. S.; Windsor, D. M. *The ecology of a tropical forest*. Smithsonian Institution Press. Washington DC. Pp. 101-108.
- Chazdon, R. L. 1996. Spatial heterogeneity in tropical forest structure: canopy palms as landscapes mosaics. *Trends in Ecology and Evolution*. 11: 8-9.
- Chazdon, R. L.; Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*. 72: 553-564.
- Clark, D. A.; Clark, D. B.; Sandoval, R.; Castro, M. V. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology*. 76: 2581-2594.
- Clark, D. B. 1996. Abolishing virginity. *Journal of Tropical Ecology*. 12: 735-739.
- Clark, D. B.; Clark, D. A. 2000. Landscape-scale variation in forest structure and biomass in a tropical rain forest. *Forest Ecology and Management*. 137: 185-198.
- Clark, D. B.; Clark, D. A.; Rich, P. M.; Weiss, S.; Oberbauer, S. F. 1996. Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. *Canadian Journal of Forest Research*. 26: 747-757.
- Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. In Den Boer, P. J.; Gradwell, G. R. (eds.). *Dynamics of populations*. PUDOC. Wageningen University.
- Dale, M. R. T.; Dixon, P.; Fortin, M.-J.; Legendre, P.; Myers, D. E.; Rosenberg, M. S. 2002. Conceptual and mathematical relationships among methods for spatial analysis. *Ecography*. 25: 558-577.
- Denslow, J. S.; Ellison, A.; Sanford, R. E. Jr. 1998. Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology*. 86: 597-609.
- Dungan, J. L.; Perry, J. N.; Dale, M. R. T.; Legendre, P.; Citron-Pousty, S.; Fortin, M.-J.; Jakomulska, A.; Miriti, M.; Rosenberg, M. S. 2002. A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography*. 25: 626-640.

- Ferraz, D. K.; Rennó, H. F. A. 2000. Seed removal and dispersal of the threatened palm *Lytocaryum hoehnei* (Burret) Toledo in the Morro Grande Forest Reserve, Southeastern Brazil. *Resumos*. 3rd International Symposium-Workshop on Frugivores and Seed Dispersal. P. 170.
- Fonseca, M. G.; Martini, A. M. Z.; Santos, F. A. M. dos. 2004. Spatial structure of *Aspidosperma polyneuron* in two semi-deciduous forests in Southeast Brazil. *Journal of Vegetation Science*. 15: 41-48.
- Fowler, N. 1988. The effects of environmental heterogeneity in space and time on the regulation of populations and communities. In A. J. Davy; M. J. Hutchings; A. R. Watkinson (eds.). *Plant population ecology: the 28th Symposium of the British Ecological Society*. Sussex. Blackwell Scientific. Oxford. Pp. 249-269.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative Plant Ecology*. 3^a ed. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 359 p.
- Guilherme, F. A. G. 1999. *Efeitos do regime de inundação e de bambus na dinâmica da comunidade arbórea de um fragmento de floresta semidecídua no sul de Minas Gerais*. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal de Lavras. Lavras.
- Guilherme, F. A. G.; Ressel, K. 2001. Biologia floral e sistema de reprodução de *Merostachys riedeliana* (Poaceae: Bambusoideae). *Revista Brasileira de Botânica*. 24: 205-211.
- He, F.; Legendre, P.; LaFrankie, J. V. 1997. Distribution patterns of tree species in a Malaysian tropical rain forest. *Journal of Vegetation Science*. 8: 105-114.
- Hurlbert, S. H. 1990. Spatial distribution of the montane unicorn. *Oikos*. 58: 257-271.
- Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*. 104: 501-528.
- Jeltsch, F.; Moloney, K.; Milton, S. J. 1999. Detecting process from snapshot pattern: lessons from tree spacing in the southern Kalahari. *Oikos*. 85: 451-466.
- Kerstin, W.; Jeltsch, F.; Ward, D. 2000. Do spatial effects play a role in the spatial distribution of desert-dwelling *Acacia raddiana*? *Journal of Vegetation Science*. 11: 473-484.
- Legendre, P.; Dale, M. R. T.; Fortin, M.-J.; Gurevitch, J.; Hohn, M.; Myers, D. 2002. The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography*. 25: 601-615.
- Legendre, P.; Fortin, M.-J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*. 80: 107-138.
- Legendre, P.; Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. 2^a ed. Developments in Environmental Modelling 20. Elsevier. Amsterdam.
- Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*. 73: 1943-1967.
- Li, H.; Reynolds, J. F. 1995. On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*. 73: 280-284.
- Liebold, A. M.; Gurevitch, J. 2002. Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography*. 25: 553-557.
- McGill, R.; Tukey, J. W.; Larsen, W. A. 1978. Variations of box plots. *The American Statistician*. 32: 12-16.
- Nathan, R.; Muller-Landau, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*. 15: 278-285.
- Oliveira-Filho, A. T.; Vilela, E. A.; Gavilanes, M. L.; Carvalho, D. A. 1994. Effect of flooding regime and understorey bamboos on the physiognomy and tree species composition of a tropical semideciduous forest in Southeastern Brazil. *Vegetatio*. 113: 99-124.
- Perry, J. N.; Liebold, A. M.; Rosenberg, M. S.; Dungan, J.; Miriti, M.; Jakomulska, A.; Citron-Pousty, S. 2002. Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography*. 25: 578-600.
- Reis, A.; Kageyama, P. Y.; Reis, M. S. dos; Fantini, A. 1996. Demografia de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em uma floresta ombrófila densa montana, em Blumenau (SC). *Sellowia*. 45-48: 13-45.
- Rosenberg, M. S. 2001. PASSAGE. Pattern analysis, spatial statistics, and geographic exegesis. Versão 1.1. Department of Biology, Arizona State University, Tempe, AZ. Disponível em <http://lswweb.la.asu.edu/rosenberg/Passage/> Acesso em 6/11/2003.
- Sale, P. F.; Tolimieri, N. 2000. Density dependence at some time and place? *Oecologia*. 124: 166-171.
- Schupp, E. W. 1992. The Janzen-Connell model for tropical tree diversity: population implications and the importance of spatial scale. *The American Naturalist*. 140: 526-530.
- Smith, A. P.; Hogan, K. P.; Idol, J. R. 1992. Spatial and temporal patterns of light and canopy structure in a lowland tropical moist forest. *Biotropica*. 24: 503-511.

- Souza, A. F. 2004. Aspectos da dinâmica populacional de uma palmeira clonal na floresta paludícola da Reserva Municipal de Santa Genebra (Campinas, SP). Tese de Doutorado, UNICAMP.
- Souza, A. F.; Martins, F. R. 2002. Spatial distribution of an undergrowth palm in fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Plant Ecology*. 164: 141-155.
- SPSS, Inc. 2000. *SYSTAT version 10, standard version*. SPSS Inc. Chicago, Ill.
- Statsoft, Inc. 2000. *STATISTICA for Windows [computer manual program]*. Version 5,5. Tulsa, OK.
- Sterck, F. J.; Clark, D. B.; Clark, D. A.; Bongers, F. 1999. Light fluctuations, crown traits, and response delays for tree saplings in a Costa Rican lowland rain forest. *Journal of Tropical Ecology*. 15: 83-95.
- Sterner, R. W.; Ribic, C. A.; Schatz, G. E. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. *Journal of Ecology*. 74: 621-633.
- Svenning, J. C. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology*. 87: 55-65.
- Svenning, J. C. 2001a. Environmental heterogeneity, recruitment limitation and the mesoscale distribution of palms in a tropical montane rain forest (Maquipucuna, Ecuador). *Journal of Tropical Ecology*. 17: 97-113.
- Svenning, J. C. 2001b. On the role of microenvironmental heterogeneity in the ecology and diversification of Neotropical rain-forest palms (Arecaceae). *The Botanical Review*. 67: 1-53.
- Svenning, J. C. 2002. Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understory palm (*Geonoma macrostachys*, Arecaceae). *Plant Ecology*. 159: 185-199.
- Tilman, D.; Lehman, C. L.; Kareiva, P. 1997. Population dynamics in spatial habitats. In D. Tilman; P. Kareiva (ed.). *Spatial ecology – the role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press. New Jersey. Pp. 3-20.
- Zar, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. 3ª edição. Prentice-Hall, Inc. Upper Saddle River.

CAPÍTULO 4 – Estrutura e dinâmica populacional de *Lytocaryum hoehnei* na Reserva Florestal do Morro Grande

Resumo

A variação espacial na estrutura e na dinâmica populacional de *Lytocaryum hoehnei* foi estudada na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. Foram acompanhadas 3851 plantas de todos os estádios ontogenéticos – plântulas, infantes, jovens, adultos – entre 2001 e 2002 em três áreas na reserva, distantes cerca de 4 km entre si. O número de indivíduos diminuiu no segundo ano de estudo, em todas as áreas. Entretanto, a taxa finita de crescimento populacional (λ) das populações de cada área e da reserva como um todo não diferiu de 1, indicando tendência à estabilidade no tamanho populacional e à persistência da espécie na reserva, caso as condições ambientais do período estudado permaneçam inalteradas. A estrutura de estádios manteve-se praticamente igual entre os anos, em cada área, apresentando diferenças entre as áreas. A maior proximidade entre a estrutura de estádios observada e a estrutura estável prevista pelo modelo matricial foi observada no Quilombo. A sobrevivência das plantas foi superior a 80 %, aumentando ao logo da ontogenia, enquanto a probabilidade de transição entre estádios não excedeu 17 %, em todas as áreas. A sensibilidade de λ aos eventos do ciclo vital variou espacialmente. Tanto o valor reprodutivo como a contribuição proporcional das taxas demográficas ao λ aumentaram no decorrer da ontogenia, em todas as áreas. Projetando-se o tamanho populacional até o ano 2030, notou-se uma diminuição acentuada das populações até o ano 2010 seguida de um período de estabilização e lenta recuperação. O fato de nenhuma das populações estudadas apresentar tendência significativa de aumento populacional pode indicar a necessidade de manejo para a conservação da espécie na reserva, que deve ser planejado segundo uma perspectiva metapopulacional.

Abstract

The spatial variation in population structure and dynamics of *Lytocaryum hoehnei* was studied in the Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. A total of 3851 plants from all ontogenetic stages – seedlings, infants, juveniles, and adults – were accompanied in 2001 and 2002 on three sites in the reserve, about 4 km apart. The number of plants decreased in the second year of study, in all sites. However, the finite rate of population increase (λ) did not differ from 1 in populations of all sites as well as in the reserve as a whole. The stage structure was practically the same between years, different among sites. The stage structure observed at Quilombo was the most similar to the stable stage predicted by the matrix model. Survivorship was higher than 80 %, and increased with ontogeny, while transition probabilities were less than 17 %. These results indicate stability in population numbers and persistence of the species in the reserve if environmental conditions remain constant. The sensitivities of λ to life cycle events varied spatially. The reproductive value and the proportional contribution of demographic rates to λ increased with ontogeny, in all sites. Projection of population size to year 2030 produced a strong decrease in population numbers until 2010, followed by stabilization and slow recovery. The absence of a significant increasing population among those studied may indicate the need of management actions in order to conserve the species in the reserve, what should be planned according to a metapopulation perspective.

Introdução

Schemske *et al.* (1994) propuseram uma seqüência de passos para gerar as informações relevantes para a elaboração de planos de manejo e de recuperação de espécies ameaçadas e em perigo de extinção, orientados pelas seguintes questões: 1) as populações em questão apresentam

tendência de aumento, declínio ou estabilidade do tamanho populacional?, 2) quais são os estádios do ciclo vital que exercem maior influência para o crescimento populacional? e 3) quais são os fatores que estão relacionados à variação nos estádios de maior impacto demográfico? Ainda, os autores argumentaram que os estudos demográficos em que são aplicados modelos de matrizes de transição (Caswell 2001) são os mais apropriados para produzir essas informações.

Matrizes de transição resumem as condições demográficas gerais associadas a um determinado ambiente, sendo que os parâmetros analíticos da matriz (autovalores e autovetores) possuem interpretações biológicas interessantes (Horvitz & Schemske 1995). A matriz representa um resumo de como o ambiente age sobre a população ao longo do tempo, alterando os números e a distribuição relativa dos indivíduos de diferentes estádios (Horvitz & Schemske 1995). Nesse sentido, quando o autovalor dominante da matriz assume valores próximos de 1 significa que o ambiente estudado favorece a persistência da população. Por meio de análises demográficas pode-se também identificar os parâmetros do ciclo vital que são mais críticos para a estabilidade, aumento ou decréscimo da população. Além disso, os modelos de matrizes permitem simular qual o destino das populações em resposta às perturbações, auxiliando na tomada de decisões que objetivem a conservação da espécie.

Tradicionalmente, os modelos de matrizes têm sido aplicados para populações estruturadas no tempo, incorporando o destino de indivíduos de diferentes idades, tamanhos ou estádios de desenvolvimento. Apesar do padrão espacial agrupado ser uma característica comum nas espécies vegetais (Husband & Barrett 1996), são poucos os trabalhos que consideraram a estrutura espacial das populações nos estudos da demografia de palmeiras (Barot *et al.* 2000; Olmsted & Alvarez-Buylla 1995; Pinar 1993; Piñero *et al.* 1984; Ratsirarson *et al.* 1996). A heterogeneidade ambiental e a distribuição espacial das plantas, características de cada população, influenciam de maneira particular os parâmetros demográficos, resultando que populações diferentes podem apresentar diferenças marcantes na taxa de crescimento populacional (Horvitz & Schemske 1995). Considerando uma metapopulação como um sistema integrado de populações, conectadas segundo determinada probabilidade de migração, e sujeitas a uma dada probabilidade de extinção, as populações que apresentam crescimento são classificadas como “fonte” e as que estão em declínio, tendendo à extinção caso não recebam aporte de indivíduos imigrantes, são chamadas de “dreno” (Hanski & Simberloff 1997). O conhecimento das tendências demográficas das várias populações que ocorrem em uma região fornece a base para estabelecer critérios realistas para sua conservação e manejo.

Lytocaryum hoehnei está distribuída de maneira heterogênea, em várias escalas, na Reserva Florestal do Morro Grande (Capítulo 3). Conhecer as diferenças na demografia das diversas

populações que ocorrem na reserva, bem como entender a resposta demográfica aos vários ambientes, é fundamental para a conservação da espécie na região. A partir desse conhecimento inicial pode-se propor ações prioritárias e emergenciais, que devem ser conduzidas concomitantemente à realização de estudos ecológicos mais detalhados sobre os fatores que influenciam os estádios do ciclo vital de maior impacto para o crescimento populacional.

O presente estudo investigou alguns aspectos da dinâmica populacional de *Lytocaryum hoehnei* na Reserva Florestal do Morro Grande com o intuito de conhecer como variam, espacialmente: 1) a estrutura populacional; 2) a taxa de crescimento populacional; 3) a sensibilidade e a elasticidade dos estádios ontogenéticos (definidas abaixo); e 4) o destino das populações frente a diferentes tipos de manejo.

Metodologia

As análises do presente estudo foram realizadas na mesoescala e na escala local, sendo que a primeira correspondeu à análise da reserva como um todo, cujas unidades amostrais foram três áreas de ocorrência da palmeira na reserva (Figura 1). A análise de cada área correspondeu à escala local, onde foram amostradas quatro parcelas de 2500 m², instaladas em locais que aparentemente apresentavam densidades diferentes da palmeira. Plantas de todos os estádios (Capítulo 1) foram contadas em todas as parcelas em 2001, sendo que em 2002 as parcelas foram novamente percorridas para registro das plântulas novas, das plantas mortas e da transição para outros estádios.

Foram ajustados modelos de matrizes com base na transição entre os estádios ontogenéticos (Capítulo 1) - plântula, infante, jovem, adulto - dos quais extraiu-se a raiz dominante que representa a taxa finita de crescimento populacional (λ) para o período entre 2001 e 2002 (Caswell 2001), no programa PopTools versão 2.5.9 (Hood 2003). A taxa de crescimento populacional e a estrutura estável de estádios descrevem a dinâmica de longo tempo da população, sendo que a primeira pode ser definida da seguinte forma: “se sujeitarmos a população a certas condições (ambiente estável, ausência de dependência de densidade, etc) ela irá crescer numa taxa igual a λ , quando atingir a estrutura estável de estádios” (Caswell 2001). Portanto, ao projetarmos as conseqüências hipotéticas das condições ambientais do período estudado, a taxa de crescimento populacional produzida pelo modelo revela aspectos sobre o ciclo vital que podem ser usados de maneira comparativa, mesmo que a população nunca encontre condições constantes ao longo do tempo (Caswell 2001). Foram realizados testes de aleatorização com 10.000 repetições, segundo a técnica de reamostragem de bootstrap, com a finalidade de testar se a taxa de crescimento populacional correspondia à estabilidade, representada pela hipótese nula de que o λ observado era igual a 1 (Caswell 2001). Mais

especificamente, a hipótese testada foi $H_0: |\lambda - 1| = 0$ e $H_A: |\lambda - 1| > 0$, segundo um nível de significância de 5 %. A reamostragem foi realizada por meio do sorteio do destino das plantas (Caswell 2001), mantendo-se a taxa de fecundidade fixa. Este procedimento foi realizado no programa MatLab versão 6.0.0 (MathWorks 2000).

Além da taxa de crescimento populacional e da estrutura estável de estádios, o vetor de valores reprodutivos é um parâmetro da matriz relevante para o entendimento das tendências populacionais. O valor reprodutivo indica qual o valor relativo de um indivíduo de determinado estádio, em termos da sua “utilidade” para contribuir com descendentes para a geração atual e as futuras gerações (Horvitz & Schemske 1995). Horvitz & Schemske (1995) exemplificaram o significado do valor reprodutivo: caso uma nova população seja fundada em um dado ambiente, e os fundadores sejam todos do mesmo estádio, se esse for o estádio com o maior valor reprodutivo, o tamanho da população será maior em qualquer tempo do que se os fundadores fossem plantas de qualquer outro estádio.

Os dados de sobrevivência, de recrutamento de plântulas e de transição entre os estádios foram somados nas quatro parcelas produzindo uma matriz única para cada área. A fecundidade dos adultos foi estimada como o número médio de plântulas novas, produzidas entre 2001 e 2002, por adulto vivo em 2001. Na Ferrovia não foi registrada nenhuma plântula nova nem tampouco mortalidade de adultos. Para contornar esses problemas foram estimados um valor mínimo e um valor máximo de fecundidade e de mortalidade de adultos e produzidos dois modelos de matrizes, dos quais foram extraídos um valor mínimo e um valor máximo de λ . Na matriz 1, foram consideradas fecundidade mínima (igual a 0,00001) e mortalidade de 1 adulto logo após o fim do estudo. Na matriz 2, foi considerada 1 plântula nascida no período e sobrevivência máxima de adultos (igual a 0,99999). Os dados de todas as áreas foram agrupados para produzir uma matriz conjunta para a reserva. Nesta matriz não foram incluídas as simulações de fecundidade e de mortalidade de adultos da Ferrovia, considerando apenas a soma dos indivíduos de cada estádio nas três áreas.

Com o intuito de medir a distância entre a estrutura populacional observada e a estrutura estável de estádios, foi calculado o índice de Keyfitz que corresponde a uma medida de distância entre vetores de probabilidade (Caswell 2001). O valor máximo do índice é 1 e o mínimo é 0, quando os vetores são idênticos (Caswell 2001). Esse índice foi calculado para os dois anos de estudo em todas as áreas.

Foram realizadas análises de sensibilidade e de elasticidade (Caswell 2001), no programa PopTools versão 2.5.9 (Hood 2003), com o intuito de identificar os estádios ontogenéticos e os

processos demográficos mais influentes para o crescimento populacional. Sensibilidade é uma medida do quanto a taxa de crescimento populacional responde a pequenas mudanças em cada parâmetro demográfico, enquanto elasticidade é uma medida da sensibilidade proporcional e é calculada como o produto entre a sensibilidade de um determinado parâmetro e o seu valor na matriz, dividido pela taxa de crescimento populacional (Schemske *et al.* 1994). A variação espacial na sensibilidade demográfica significa que um dado evento do ciclo vital que é crítico em um dado ambiente pode não ser crítico para a espécie em um ambiente diferente. Horvitz & Schemske (1995) comentaram sobre a maior relevância de comparar a sensibilidade de um parâmetro demográfico entre parcelas ou entre anos do que entre estádios. Segundo Caswell (2001), a análise da matriz de elasticidade é mais indicada quando se quer comparar o efeito de perturbações proporcionais na taxa finita de crescimento populacional, sendo que Horvitz & Schemske (1995) recomendaram o seu uso para comparações entre estádios. Foi calculada a elasticidade total para cada estádio, em cada área, somando-se os valores de elasticidade das seguintes rotas demográficas: sobrevivência e permanência no estádio, sobrevivência e transição para o estádio seguinte, sobrevivência e regressão para o estádio anterior e reprodução. Foi calculada também a elasticidade total de cada rota demográfica somando-se os valores de elasticidade de todos os estádios em cada área.

Foram realizadas projeções das matrizes de transição para analisar a variação ao longo do tempo: 1) da estrutura de estádios, 2) do tamanho total da população, 3) do efeito da alteração nas taxas de fecundidade e de sobrevivência dos adultos, e 4) do efeito das condições iniciais na implantação de novas populações. No terceiro tipo de simulação, as taxas de fecundidade dos adultos foram aumentadas em 10, 20, 50, 100 e 200 %. Para a Represa e o Quilombo também foi projetado o efeito do aumento de 1 % na sobrevivência dos adultos. Para as simulações dos efeitos das condições iniciais, foram projetados os destinos de populações que iniciaram com 100, 200 e 500 plântulas. Foram utilizadas as estimativas de fecundidade e de sobrevivência dos adultos do modelo 2 da Ferrovia como base para as projeções dessa área.

Com o intuito de conhecer os limites a partir dos quais as populações apresentariam tendência de aumento ou declínio foi calculado o intervalo de confiança de λ a partir da técnica de reamostragem de bootstrap, utilizando os percentis da distribuição de bootstrap (Caswell 2001). O procedimento foi realizado no programa MatLab versão 6.0.0 (MathWorks 2000) com 10.000 permutações.

Resultados

O número total de indivíduos diminuiu no segundo ano de estudo, em todas as áreas. No entanto, alguns estádios apresentaram aumento no número de plantas, notadamente os adultos na Represa e na Ferrovia, evidenciando que parte dos jovens dessas áreas atingiram a maturidade reprodutiva entre 2001 e 2002 (Figura 2). O formato das pirâmides que representam a estrutura de estádios se manteve praticamente igual nos dois anos de estudo em todas as áreas evidenciando, no entanto, a expansão na proporção de adultos (Figura 2, Tabela 1).

Tabela 1 – Proporção de indivíduos nos estádios ontogenéticos, nas três áreas em 2001, 2002 e na condição de estrutura estável de estádios.

a) Represa

	Estrutura estável	2001	2002
Plântula	0,323	0,269	0,249
Infante	0,078	0,085	0,086
Jovem	0,139	0,472	0,467
Adulto	0,460	0,174	0,198

b) Quilombo

	Estrutura estável	2001	2002
Plântula	0,550	0,630	0,610
Infante	0,126	0,099	0,106
Jovem	0,197	0,184	0,192
Adulto	0,127	0,087	0,091

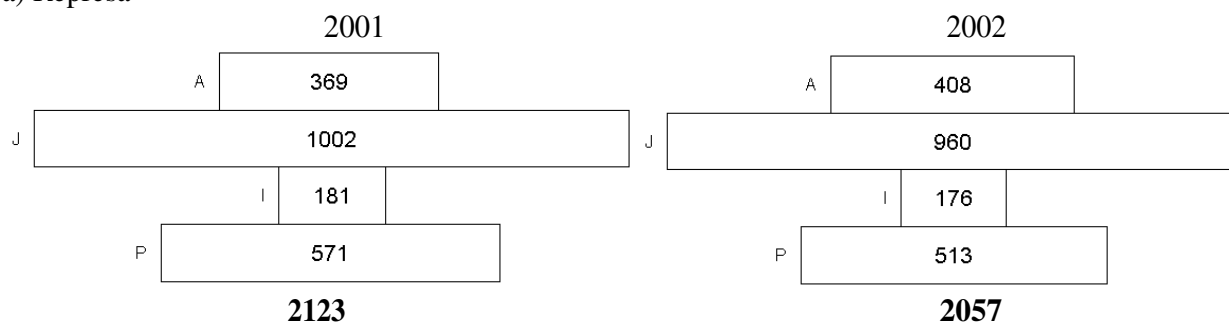
c) Ferrovia

	Modelo 1			Modelo 2		
	Estrutura estável	2001	2002	Estrutura estável	2001	2002
Plântula	0,0002	0,363	0,332	0,282	0,363	0,332
Infante	0,0001	0,204	0,191	0,069	0,204	0,191
Jovem	0,076	0,399	0,420	0,139	0,399	0,420
Adulto	0,923	0,034	0,058	0,510	0,034	0,058

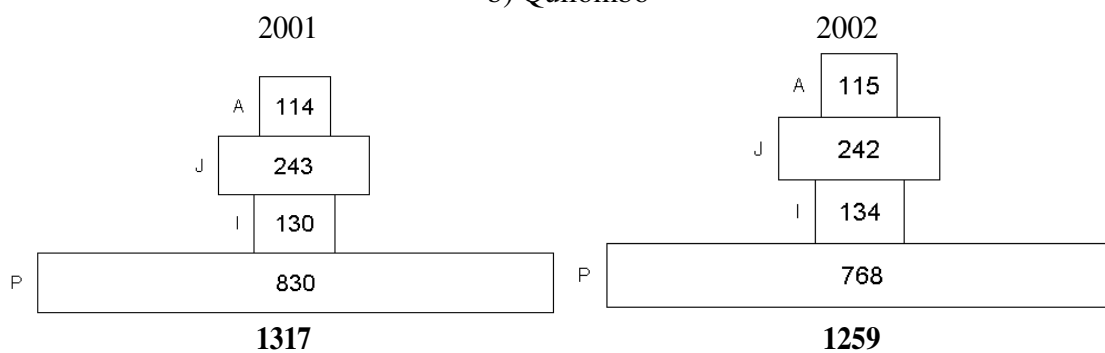
d) Reserva

	Estrutura estável	2001	2002
Plântula	0,462	0,402	0,381
Infante	0,089	0,103	0,104
Jovem	0,149	0,366	0,369
Adulto	0,300	0,129	0,147

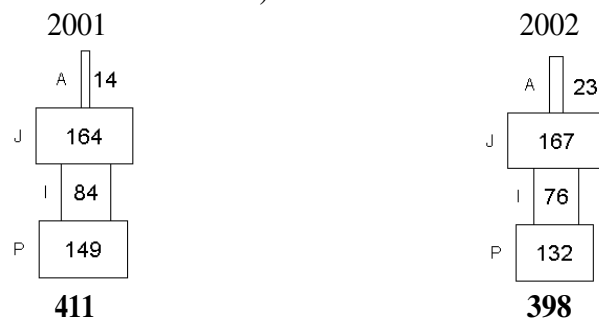
a) Represa



b) Quilombo



c) Ferrovia



d) Reserva

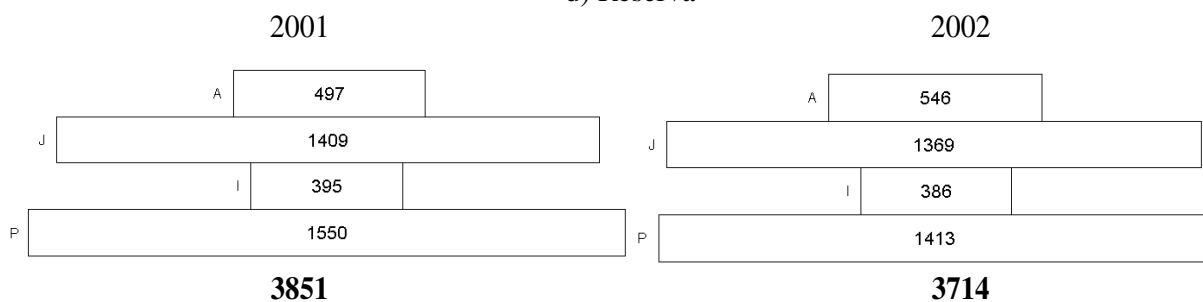


Figura 2 – Pirâmides representando a estrutura populacional nos anos 2001 e 2002 nas três áreas e na reserva como um todo. Os valores no interior de cada setor correspondem ao número total de indivíduos em cada estágio: P-plântula, I-infante, J-jovem, A-adulto. Os valores em negrito abaixo das pirâmides representam os totais de indivíduos.

A distribuição estável de estádios, prevista pelos modelos, foi diferente entre as áreas (Tabela 1). Do mesmo modo, a distância entre a estrutura observada e a estrutura estável de estádios, representada pelo índice de Keyfitz foi diferente entre as áreas, sendo que o Quilombo apresentou maior proximidade com a estrutura estável, enquanto a reserva como um todo apresentou valores intermediários (Figura 3). Apesar de muito próximos, os valores dos índices de Keyfitz foram menores em 2002 do que em 2001 no Quilombo e na Ferrovia (Figura 3). A Represa e a reserva como um todo tiveram o mesmo valor do índice nos dois anos (Figura 3).

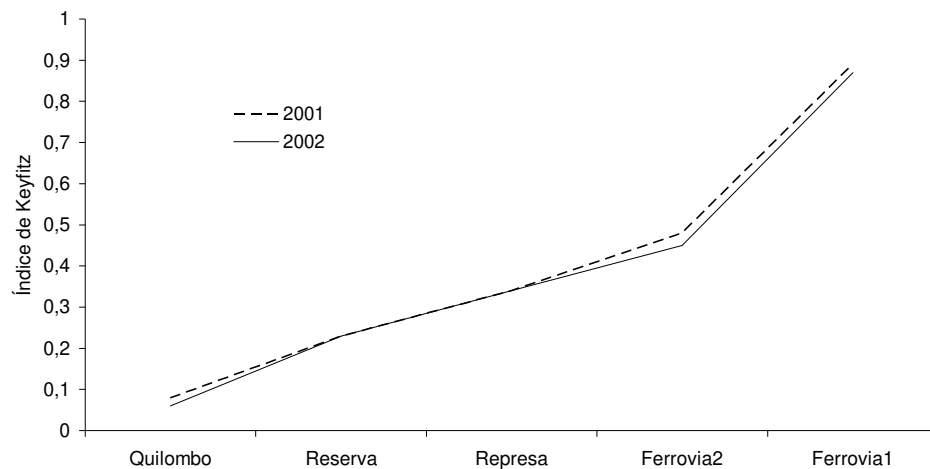


Figura 3 – Valores do índice de Keyfitz para as três áreas e a reserva como um todo, nos dois anos de estudo. Para a Ferrovia são apresentados os índices correspondentes à comparação da estrutura populacional observada com a estrutura estável de estádios prevista pelo modelo 1 (Ferrovia1) e pelo modelo 2 (Ferrovia2).

A estrutura populacional observada na Represa, nos dois anos de estudo, apresentou menos adultos e plântulas e mais jovens do que a estrutura estável, enquanto no Quilombo houve mais plântulas e menos infantes e adultos (Tabela 1). Considerando a reserva como um todo, os jovens encontraram-se em maior e os adultos em menor proporção do que na distribuição estável. Os dois modelos estimados para a Ferrovia diferiram quanto à distribuição estável de estádios prevista, sendo que a estrutura observada nesta área, nos dois anos de estudo, apresentou mais plântulas, infantes e jovens e menos adultos do que a estrutura estável prevista pelos modelos (Tabela 1). Da mesma maneira, as distâncias entre a estrutura de estádios observada e a prevista pelos dois modelos foram diferentes, com valores maiores do índice de Keyfitz no caso do modelo 1 (Figura 3). O modelo 1, que considerou fecundidade mínima e baixa sobrevivência de adultos, previu que na situação de distribuição estável o estágio adulto corresponderia a mais de 90 % do total de indivíduos na população (Tabela 1). Já o modelo 2, que considerou alta fecundidade e máxima sobrevivência dos

adultos, previu que metade da população seria composta de adultos, na condição de estrutura estável, semelhante ao previsto para a Represa (Tabela 1).

A probabilidade de sobrevivência foi alta, acima de 80 %, em todos os estádios do ciclo vital, em todas as áreas (Tabela 2). A sobrevivência de plântulas foi maior na Ferrovia, enquanto a dos infantes e jovens foi maior no Quilombo (Tabela 2). A taxa de sobrevivência dos adultos foi praticamente igual na Represa e no Quilombo. A regressão entre estádios foi verificada apenas na Represa, onde um jovem regrediu à infante em 2002. Todos os estádios apresentaram baixas probabilidades de transição, sendo que os maiores valores corresponderam à transição de infantes para jovens (Tabela 2). Comparando as áreas, a Ferrovia foi a que apresentou as maiores probabilidades de transição de plântulas para infantes, infantes para jovens e de jovens para adultos, enquanto a maior fecundidade foi observada no Quilombo. A taxa de crescimento populacional não diferiu de 1 em todas as áreas, indicando tendência à estabilidade no tamanho populacional (Tabela 2).

Tabela 2 – Matrizes de transição para três populações de *L. hoehnei* na Reserva Florestal do Morro Grande e para o conjunto de dados de todas as áreas (Reserva). Valores do nível descritivo (p) dos testes da hipótese nula: $|\lambda - 1| = 0$.

		t_0				
		Plântulas	Infantes	Jovens	Adultos	
t_1	Represa					$\lambda = 0,9974$
	Plântulas	0,81611	0	0	0,12737	$p=0,4386$
	Infantes	0,02802	0,87845	0,00100	0	
	Jovens	0	0,10497	0,93912	0	
	Adultos	0	0	0,04491	0,98374	
	Quilombo					$\lambda = 1,0016$
	Plântulas	0,81325	0	0	0,81579	$p=0,3968$
	Infantes	0,01446	0,93846	0	0	
	Jovens	0	0,05385	0,96708	0	
	Adultos	0	0	0,01235	0,98246	
	Ferrovia 1					$\lambda = 0,9331$
	Plântulas	0,88591	0	0	0,00001	$p=0,3104$
	Infantes	0,04698	0,82143	0	0	
	Jovens	0	0,16667	0,93293	0	
	Adultos	0	0	0,05488	0,92857	
	Ferrovia 2					$\lambda = 1,0150$
	Plântulas	0,88591	0	0	0,07143	$p=0,9686$
	Infantes	0,04698	0,82143	0	0	
	Jovens	0	0,16667	0,93293	0	
	Adultos	0	0	0,05488	0,99999	
	Reserva					$\lambda = 1,0040$
	Plântulas	0,82129	0	0	0,28169	$p=0,4492$
	Infantes	0,02258	0,88608	0,00071	0	
	Jovens	0	0,10127	0,94322	0	
	Adultos	0	0	0,04045	0,98390	

Os valores da contribuição proporcional total de cada estágio à taxa de crescimento populacional, por meio das várias rotas demográficas, variaram espacialmente (Figura 4). No entanto, com exceção das estimativas do modelo 1 da Ferrovia, houve um aumento da elasticidade dos estágios ao longo da ontogenia, com os adultos apresentando os maiores valores (Figura 4). Mais especificamente, foi a taxa de sobrevivência dos adultos que apresentou a maior contribuição proporcional à taxa de crescimento populacional (Tabela 3). A única exceção foi no modelo 1 da Ferrovia, onde a sobrevivência dos jovens apresentou a maior elasticidade (Tabela 3). Em todas as áreas, a contribuição proporcional total da sobrevivência à taxa de crescimento populacional, incluindo todos os estágios, foi maior que 95 %, enquanto as demais rotas demográficas (sobrevivência e transição para o estágio seguinte, sobrevivência e regressão para o estágio anterior e reprodução) apresentaram elasticidade total menor que 5 %.

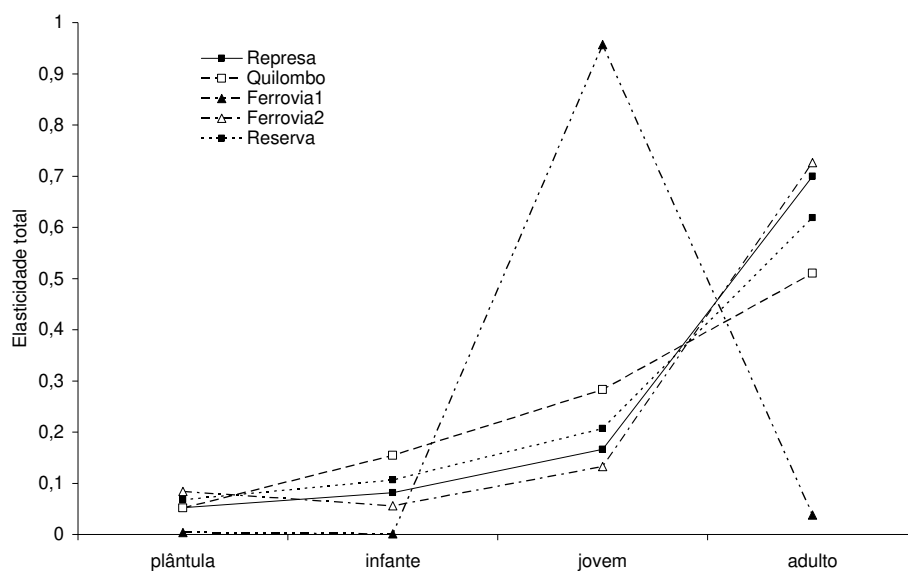


Figura 4 – Elasticidade total por estágio (plântula, infante, jovem e adulto) nas três áreas de ocorrência de *L. hoehnei* e na reserva como um todo (Reserva). Os valores de elasticidade da Tabela 3 foram somados por coluna para produzir um valor único para cada estágio em cada área.

Tabela 3 – Matrizes de elasticidade para três áreas de ocorrência de *L. hoehnei* na Reserva Florestal do Morro Grande e para o conjunto de dados de todas as áreas (Reserva). Valores em negrito correspondem a maior elasticidade de cada matriz.

		t ₀			
		Plântulas	Infantes	Jovens	Adultos
t ₁	Represa				
	Plântulas	0,04302	0	0	0,00955
	Infantes	0,00955	0,07167	0,00015	0
	Jovens	0	0,00970	0,15645	0
	Adultos	0	0	0,00955	0,69036
	Quilombo				
	Plântulas	0,04209	0	0	0,00975
	Infantes	0,00975	0,14492	0	0
	Jovens	0	0,00975	0,27322	0
	Adultos	0	0	0,00975	0,50079
	Ferrovia 1				
	Plântulas	0,00346	0	0	0,00018
	Infantes	0,00018	0,00136	0	0
	Jovens	0	0,00018	0,95671	0
	Adultos	0	0	0,00018	0,03774
	Ferrovia 2				
	Plântulas	0,07361	0	0	0,01072
	Infantes	0,01072	0,04552	0	0
	Jovens	0	0,01072	0,12195	0
	Adultos	0	0	0,01072	0,71602
	Reserva				
	Plântulas	0,05568	0	0	0,01239
	Infantes	0,01239	0,09401	0,00013	0
	Jovens	0	0,01251	0,19417	0
	Adultos	0	0	0,01239	0,60635

O efeito de pequenas mudanças nas taxas demográficas de cada estágio sobre a taxa de crescimento populacional (λ) foi diferente nas três áreas de estudo (Tabela 4). O Quilombo foi a área que apresentou o maior número de eventos do ciclo vital com a maior sensibilidade: sobrevivência de infantes, transição entre plântulas e infantes, entre infantes e jovens e entre jovens e adultos (Tabela 4). A maior sensibilidade da taxa de crescimento populacional às alterações na sobrevivência de plântulas e de adultos foi observada no modelo 2 e a maior sensibilidade em relação à sobrevivência de jovens e à fecundidade de adultos foi verificada no modelo 1 da Ferrovia (Tabela 4).

Da mesma forma que a elasticidade, o valor reprodutivo aumentou ao longo da ontogenia em todas as áreas, exceto nas previsões do modelo 1 da Ferrovia (Figura 5). Comparando todas as áreas, os adultos do Quilombo apresentaram maior valor e as plântulas o menor valor reprodutivo. Somente o modelo 1 da Ferrovia está associado com estimativas maiores para plântulas e infantes do que as de jovens e adultos (Figura 5).

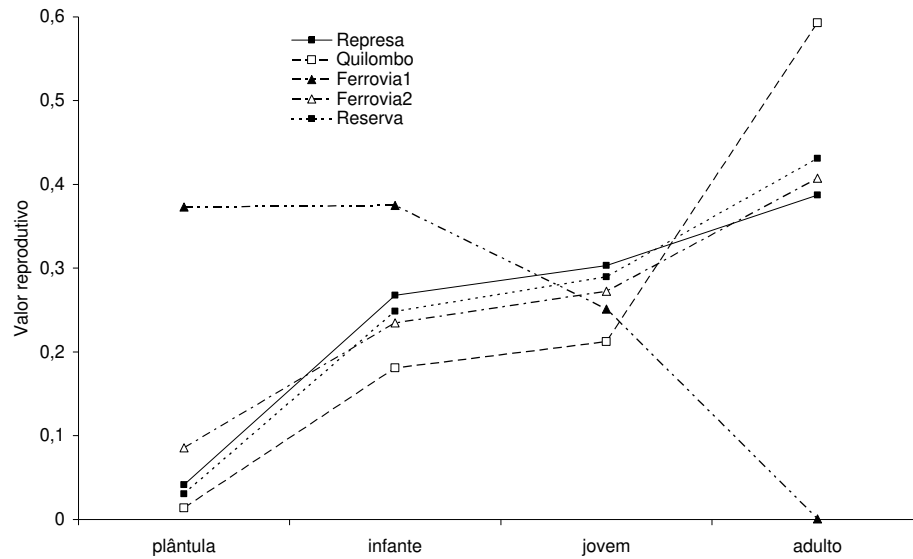


Figura 5 – Valor reprodutivo por estágio estimado pelos modelos de todas as áreas e da reserva como um todo.

Tabela 4 – Matrizes de sensibilidade para três áreas de ocorrência de *L. hoehnei* na Reserva Florestal do Morro Grande e para o conjunto de dados de todas as áreas (Reserva). Valores em negrito correspondem a maior sensibilidade de cada parâmetro demográfico em cada estágio, comparando as três populações.

		t_0			
		Plântulas	Infantes	Jovens	Adultos
t_1	Represa				
	Plântulas	0,05257	0	0	0,07481
	Infantes	0,34005	0,08137	0,14668	0
	Jovens	0	0,09217	0,16615	0
	Adultos	0	0	0,21217	0,69991
Quilombo	Plântulas	0,05184	0	0	0,01197
	Infantes	0,67520	0,15467	0	0
	Jovens	0	0,18129	0,28296	0
	Adultos	0	0	0,79071	0,51054
	Ferrovia 1	Plântulas	0,00364	0	0
Infantes		0,00366	0,00154	0	0
Jovens		0	0,00103	0,95689	0
Adultos		0	0	0,00313	0,03793
Ferrovia 2		Plântulas	0,08434	0	0
	Infantes	0,23169	0,05624	0	0
	Jovens	0	0,06531	0,13268	0
	Adultos	0	0	0,19835	0,72675
	Reserva	Plântulas	0,06806	0	0
Infantes		0,55073	0,10652	0,17748	0
Jovens		0	0,12405	0,20668	0
Adultos		0	0	0,30741	0,61874

Projetando a estrutura populacional para o futuro, com base nas taxas demográficas do período estudado, haveria alteração da estrutura de estádios ao longo do tempo, aproximando-se da estrutura estável prevista pelos modelos (Figura 6). Essas alterações seriam menores no Quilombo onde, a partir de 2010, a estrutura populacional tenderia a apresentar apenas mudanças sutis (Figura 6c). A estabilização da estrutura de estádios tenderia a ocorrer próximo do ano 2030 na reserva como um todo e na Represa, enquanto isso ocorreria ainda mais adiante no caso da Ferrovia (Figura 6).

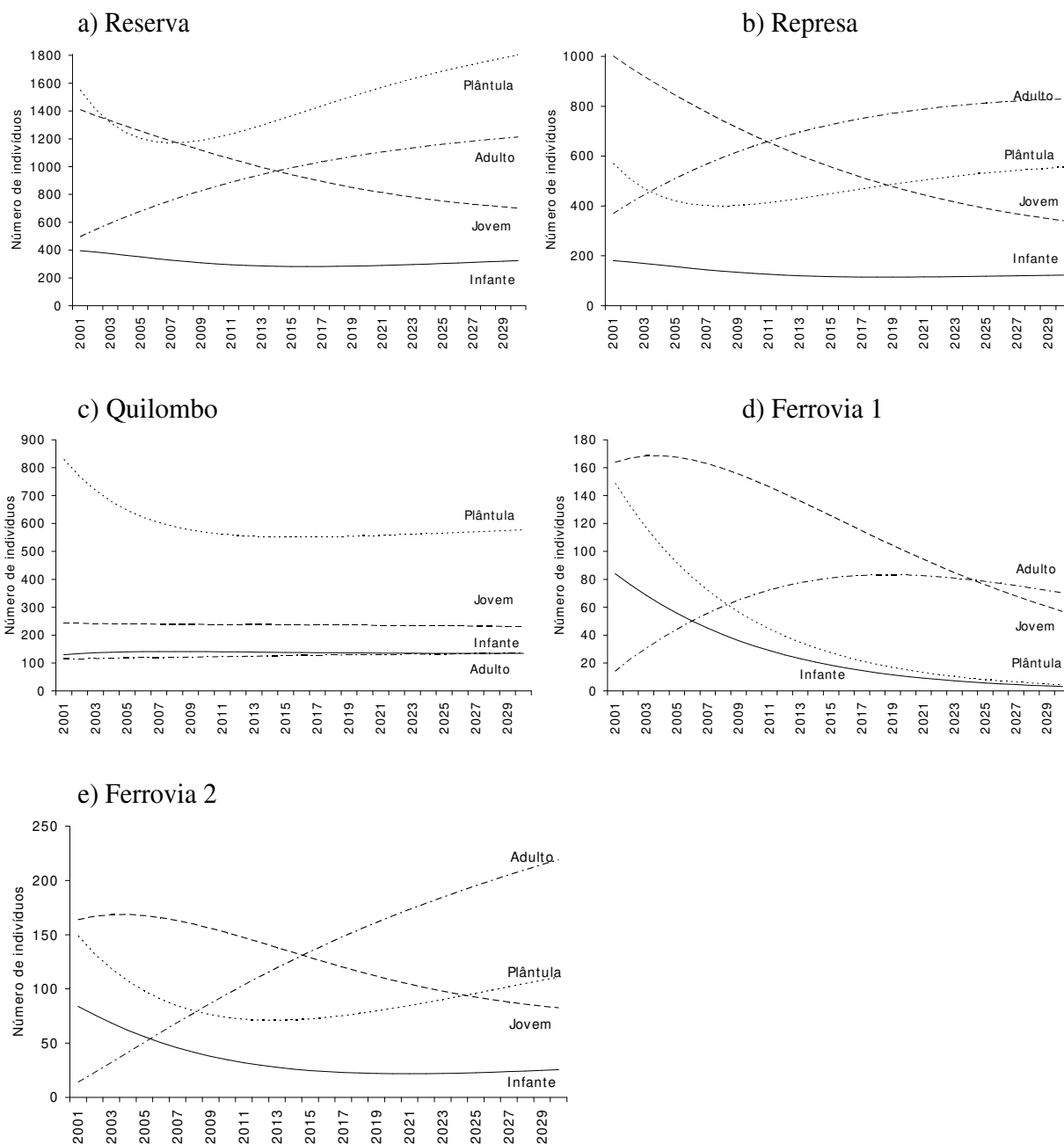


Figura 6 – Projeções da estrutura de estádios até o ano 2030, segundo os modelos de matrizes para cada área e para a reserva como um todo.

Apesar da grande variação na estrutura populacional no decorrer do tempo, a variação no tamanho populacional tenderia a ocorrer de modo suave (Figura 7). A Represa e o Quilombo tenderiam a apresentar um decréscimo populacional mais acentuado até 2010, demonstrando estabilidade a partir de então (Figura 7). O modelo 1 da Ferrovia prevê um decréscimo exponencial da população, que parece rumar para a extinção, caso não haja mudança nas taxas vitais (Figura 7). O modelo 2 prevê aumento populacional sendo que, apesar de dar-se a uma taxa de 1,5 % ao ano, a população demoraria para recuperar o seu tamanho devido ao pequeno número de indivíduos: somente em 2026 a população ultrapassaria os 411 indivíduos que existiam em 2001. Considerando os dados de todas as áreas em conjunto, a população tenderia a declinar acentuadamente até 2010, a partir de quando ela tenderia a aumentar exponencialmente (Figura 7).

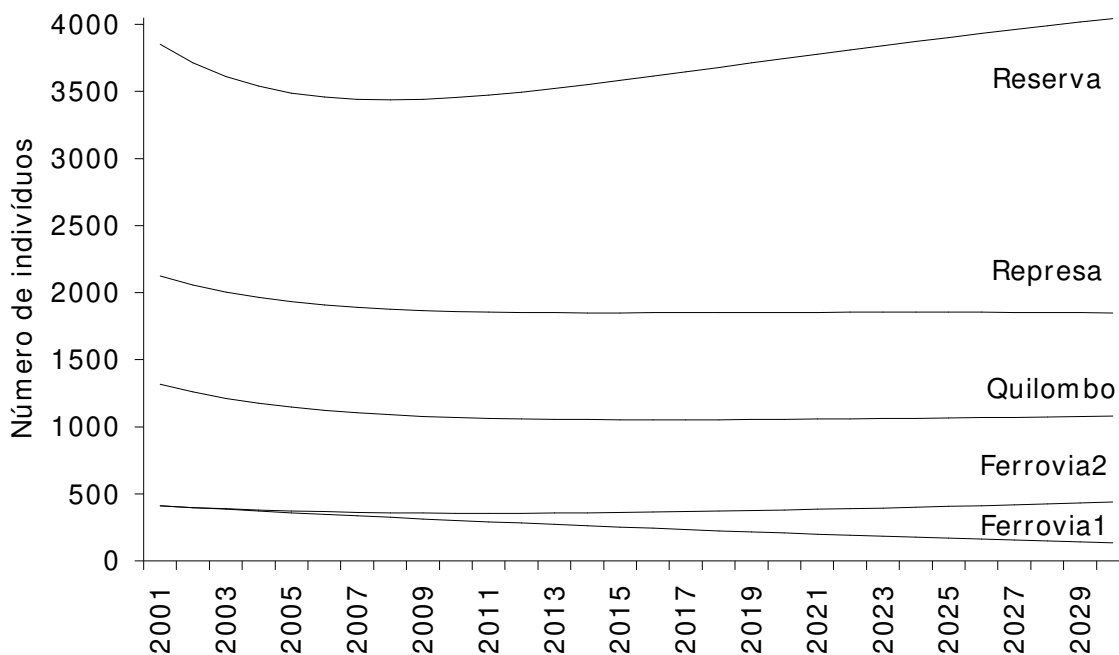


Figura 7 – Projeção do tamanho populacional até o ano 2030 para as três áreas e a reserva como um todo, segundo os modelos de matrizes.

A simulação da alteração nas taxas de fecundidade evidenciou o aumento na taxa de crescimento populacional conforme o aumento da fecundidade e da sobrevivência dos adultos, em todas as áreas (Figura 8). Em todas as áreas houve diminuição do tamanho populacional nos primeiros anos em todas as projeções; no entanto, quanto maior a fecundidade menor o tempo necessário para recuperar o número inicial de indivíduos (Figura 8). Na Represa e no Quilombo o aumento de 10 e 20 % na fecundidade dos adultos não seria suficiente para recuperar o número inicial de indivíduos até o ano 2030, enquanto na Ferrovia, a fecundidade estimada pelo modelo 2 seria suficiente para recuperar o número inicial de plantas, no ano 2026. Apesar da taxa de

crescimento populacional associada com o aumento na sobrevivência dos adultos ser maior do que a correspondente ao aumento em 10, 20 e 50 % na fecundidade, o tamanho populacional no primeiro caso demoraria alguns anos para superar o dos outros casos (Figura 8). Na Represa o aumento de 1 % na sobrevivência dos adultos superaria o efeito do aumento de 20 % na fecundidade no ano 2015, enquanto no Quilombo isso ocorreria somente no ano 2029. Esses resultados sugerem que a estratégia de aumentar a fecundidade em até 50 % teria um efeito mais rápido no tamanho populacional comparado com o efeito do aumento em 1 % na sobrevivência dos adultos, o que representa uma maior eficiência do manejo da fecundidade no curto prazo. No entanto, o melhor resultado dentre as alterações realizadas, indicado pelo maior tamanho populacional, seria conseguido com o aumento de 200 % na fecundidade dos adultos.

Apesar dos manejos propostos terem resultado em um aumento no λ , comparado com o valor de λ das matrizes do período estudado, as novas taxas não representaram situações de aumento populacional significativo, pois não ultrapassaram o limite superior do intervalo de 95 % de confiança de λ , em todas as áreas. A amplitude do intervalo de 95 % de confiança de λ para a reserva como um todo foi 0,7197 - 1,2803, enquanto na Represa foi 0,7769 - 1,2231 e no Quilombo, 0,8534 - 1,1466. Os dois modelos estimados para a Ferrovia apresentaram intervalos similares (modelo 1: 0,9195; 1,0805; modelo 2: 0,9133; 1,0867).

As projeções matriciais que simularam o efeito das condições iniciais na implantação de novas populações evidenciaram a diminuição do tempo para o aparecimento do primeiro adulto à medida que aumentou o número inicial de indivíduos, em todas as áreas. Após 30 anos da implantação das populações, o número total de indivíduos seria maior em um local com ambiente semelhante ao da Ferrovia e menor em local similar ao Quilombo (Capítulo 3), refletindo o efeito do valor reprodutivo das plântulas, que é maior na Ferrovia do que nas outras áreas (Figura 5). Uma população iniciada com 100 plântulas num ambiente como o do Quilombo, não possuiria nenhum adulto após 30 anos da sua implementação. Em locais como a Represa, a população diminuiria exponencialmente, enquanto em áreas como a Ferrovia e o Quilombo esse declínio aconteceria até 28 e 30 anos após o início da população, respectivamente, a partir de quando haveria uma tendência de aumento no número total de indivíduos.

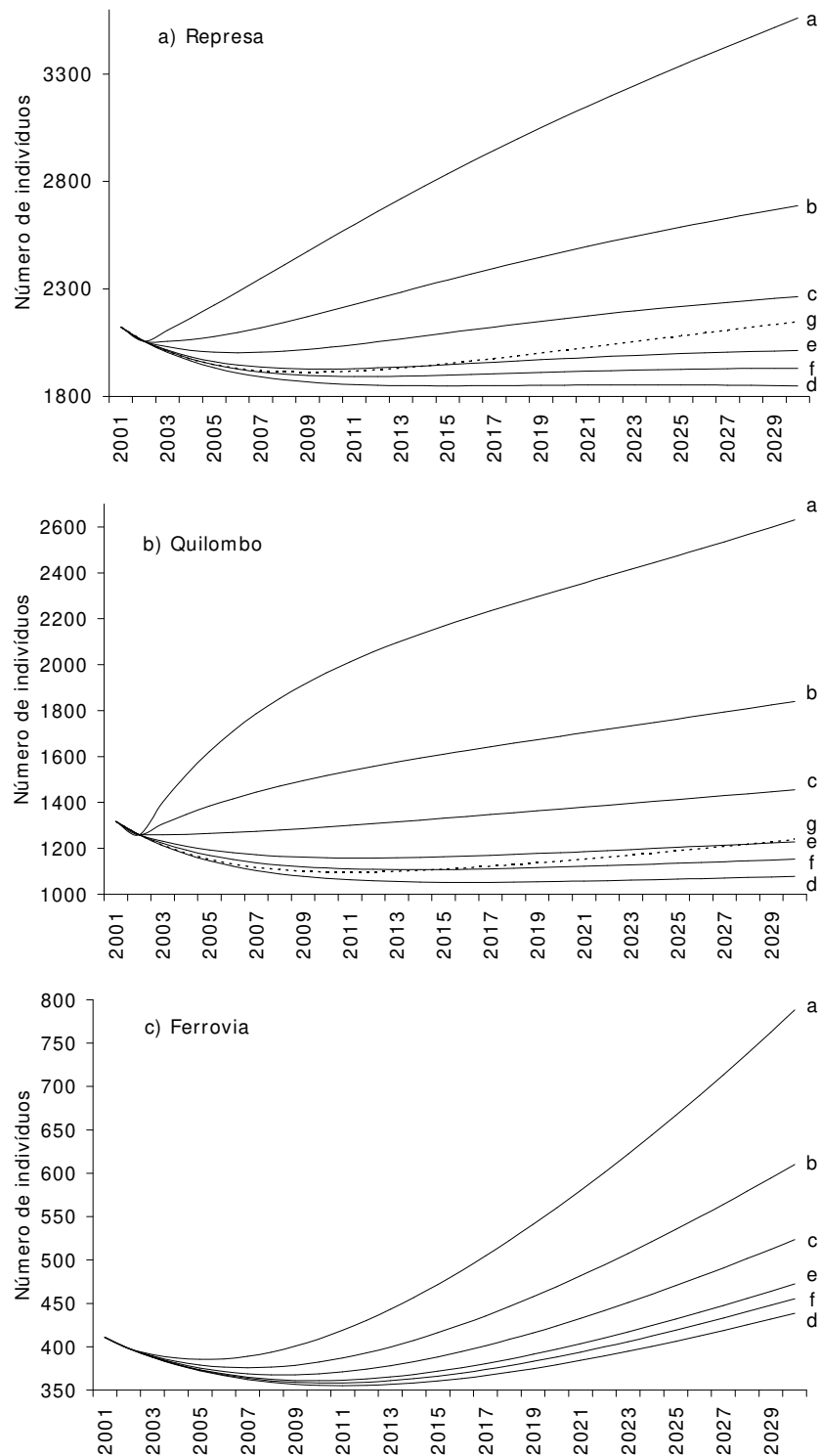


Figura 8 – Projeções do tamanho populacional comparando a projeção original das matrizes (d) de cada área (Figura 7) com a simulação do aumento da taxa de fecundidade dos adultos em 10 % (Fe10: f), 20 % (Fe20: e), 50 % (Fe50: c), 100 % (Fe100: b) e 200 % (Fe200: a). Para a Represa e o Quilombo também foi projetado o efeito do aumento de 1 % na sobrevivência dos adultos (g). Foram utilizadas as estimativas de fecundidade e de sobrevivência dos adultos do modelo 2 da Ferrovia como base para as projeções dessa área.

Discussão

Estrutura e demografia de *Lytocaryum hoehnei*

A diferença entre as áreas na distribuição estável de estádios, prevista pelos modelos de matrizes, evidencia a grande variação espacial na estrutura populacional esperada de *Lytocaryum hoehnei*. Esse fato pode estar intimamente ligado à heterogeneidade ambiental associada a cada área (Capítulo 3) que deve refletir-se nas taxas demográficas, diferentes entre as áreas. No entanto, os menores valores do índice de Keyfitz em 2002 indicaram a tendência de aproximação da estrutura estável com o passar dos anos.

As matrizes de transição de todas as áreas evidenciaram altas taxas de sobrevivência e baixas taxas de transição entre os estádios ontogenéticos de *L. hoehnei*, o que sugere que a espécie possui uma dinâmica lenta. Apesar do padrão similar na sobrevivência e no recrutamento de plantas, os valores absolutos dos parâmetros demográficos variaram entre as áreas, indicando que cada área favorece diferentemente os estádios e as taxas demográficas. O Quilombo foi a área mais favorável à sobrevivência de plantas da maioria dos estádios, enquanto a Ferrovia foi a mais favorável à transição entre os estádios. Entretanto, essa variação não se traduziu na taxa de crescimento populacional (λ), que não foi diferente de 1 em todos os casos, indicando tendência à estabilidade no tamanho populacional. Os dois modelos estimados para a Ferrovia devem representar situações extremas e provavelmente a população dessa área apresenta dinâmica intermediária.

Os resultados encontrados para *L. hoehnei* indicam que áreas com diferentes condições ambientais e densidades da palmeira possuem populações estáveis, com tendência à persistência ao longo do tempo, caso as condições do período estudado permaneçam inalteradas. Aparentemente, as matrizes de cada área representam a situação hipotética de indivíduos médios de cada estádio submetidos às condições ambientais médias de cada área, não evidenciando o papel da heterogeneidade interna às populações, representada pela resposta diferenciada dos indivíduos expostos a diferentes condições ambientais. Essa possibilidade é exemplificada pelos resultados encontrados para *Geonoma macrostachys*, em que o valor de λ para a população total indicou estabilidade, enquanto que a taxa de crescimento populacional para as matrizes separadas das plantas que encontravam-se sob condições de alta e baixa iluminação apresentaram tendência de aumento e de diminuição do tamanho populacional, respectivamente (Svenning 2002). São raros os trabalhos que integraram explicitamente a heterogeneidade ambiental nos modelos de matrizes, mas os poucos que utilizaram essa abordagem evidenciaram padrões que não seriam detectados de maneira óbvia sem a aplicação desses modelos integradores (Alvarez-Buylla 1994; Horvitz & Schemske 1986; Pascarella & Horvitz 1998).

O autovalor dominante das matrizes de transição corresponde à taxa assintótica de crescimento populacional, que é uma medida da aptidão média dos indivíduos que vivem em um determinado ambiente, e é alcançada quando a população atinge uma distribuição estável de estádios (Horvitz & Schemske 1995). Portanto, a população crescerá segundo essa taxa se as condições ambientais do período estudado se mantiverem constantes indefinidamente. No entanto, na maioria dos estudos as populações observadas não apresentaram distribuição estável de estádios (Barot *et al.* 2000; Bullock 1980; Olmsted & Alvarez-Buylla 1995; Piñero *et al.* 1984). A diferença entre a distribuição observada e a distribuição estável indica a relevância das análises assintóticas para a dinâmica populacional atual (Horvitz & Schemske 1995). Populações que estão distantes da distribuição estável de estádios irão exibir comportamento transitório que pode diferir muito do comportamento assintótico (Horvitz & Schemske 1995). Além disso, é muito improvável que as condições ambientais permaneçam inalteradas por tempo suficiente para as propriedades assintóticas da população se expressarem. No entanto, as previsões dos modelos de matrizes são úteis como critérios de comparação com a situação observada no campo ao longo do tempo. Ainda, a construção de modelos espacialmente explícitos baseados no indivíduo (“individual-based”) podem contribuir para o entendimento da interação entre os processos espaciais e a sua importância relativa para a persistência das populações (Barot *et al.* 2000). Modelos metapopulacionais também podem ser aplicados para integrar o desenvolvimento de um conjunto de populações, modelando, portanto, a dinâmica populacional numa escala mais ampla (Hanski 1997; Ferraz 2000).

Os resultados das análises de sensibilidade evidenciaram a variação espacial na influência que pequenas mudanças nos parâmetros do ciclo vital teriam sobre a taxa de crescimento populacional (λ). A maior sensibilidade de λ às alterações nas probabilidades de transição entre os estádios foi verificada no Quilombo, enquanto λ foi mais sensível à mudanças na sobrevivência de plântulas, jovens e adultos na Ferrovia. Apesar da sobrevivência dos adultos apresentar maior contribuição proporcional à taxa de crescimento populacional em todas as áreas (exceto na Ferrovia, modelo 1), os valores absolutos da elasticidade variaram espacialmente. A variabilidade espacial na sensibilidade e na elasticidade de λ significa que, para uma dada mudança em um parâmetro demográfico, a resposta da aptidão darwiniana, expressa pela taxa de crescimento populacional, a essa mudança é variável espacialmente. Esse fato limita a extensão até onde se pode conhecer quais os estádios mais críticos ao crescimento populacional analisando apenas a matriz conjunta de várias populações, como a estimada para a reserva como um todo. No caso de *Calathea ovadensis* as sensibilidades e elasticidades dos parâmetros demográficos da matriz conjunta foram diferentes daquelas para as parcelas com maior taxa de crescimento populacional (Horvitz & Schemske 1995). Nesse sentido,

segundo uma perspectiva metapopulacional, os ambientes associados com as maiores taxas de crescimento populacional podem ser mais importantes no longo prazo do que os outros ambientes (Husband & Barrett 1996), mesmo que os primeiros sejam mais raros na paisagem. Ademais, as taxas demográficas de maior sensibilidade associadas àqueles ambientes são mais críticas para a manutenção das populações fonte e, por conseguinte, da metapopulação (Horvitz & Schemske 1995). No entanto, vale lembrar que os ambientes são dinâmicos e conseqüentemente a condição demográfica das populações – fonte ou dreno – tende a variar ao longo do tempo, o que motiva a recomendação de se conservar áreas com populações em declínio, bem como áreas onde a espécie está ausente, constituindo áreas potenciais para a colonização (Hanski & Gilpin 1997).

A probabilidade de sobrevivência dos adultos e dos jovens foram os parâmetros demográficos que apresentaram as maiores contribuições proporcionais à taxa de crescimento populacional em todas as áreas. Inversamente, os parâmetros de transição entre os estádios e de fecundidade foram os que menos contribuíram para a taxa de crescimento populacional, sendo que essa tendência verificada para *L. hoehnei* concorda com o encontrado para outras espécies de palmeiras (Matos *et al.* 1999; Olmsted & Alvarez-Buylla 1995; Pinar 1993; Ratsirarson *et al.* 1996). Horvitz & Schemske (1995) comentaram que a reprodução geralmente não é o fator mais crítico para a dinâmica populacional de organismos de vida longa. Igualmente, estádios com alta mortalidade, freqüentemente referidos como gargalos populacionais, não são necessariamente os estádios mais críticos; contrariamente, uma alta elasticidade está associada com maior sobrevivência e crescimento (Horvitz & Schemske 1995). A maior importância da sobrevivência das plantas e permanência no mesmo estádio em relação à sobrevivência e transição para o estádio seguinte, verificada em todas as áreas, deve estar ligada às características do ciclo vital da espécie, que possui vida longa e desenvolvimento lento. Esses resultados parecem ser a tradução demográfica da tendência sugerida no Capítulo 1 de que as plantas ingressantes nos estádios devem apresentar maior mortalidade, o que pode determinar a menor contribuição relativa das taxas de transição para λ .

O presente estudo encontrou grande correspondência na estrutura de elasticidade entre as populações, indicando homogeneidade espacial em termos do estádio e da taxa vital com maior influência proporcional na taxa de crescimento populacional. No entanto, não se pode descartar a possibilidade de haver variação temporal nessas características, que pode inclusive ser espacialmente heterogênea. Essas considerações reforçam o caráter preliminar dos resultados aqui apresentados, baseados em apenas um ano de acompanhamento das populações. Horvitz & Schemske (1995) estudaram a variação espacial e temporal na demografia da espécie herbácea *Calathea ovadensis* em uma floresta tropical mexicana e, apesar de registrarem maior importância da variabilidade espacial

em vários aspectos da demografia, chamaram a atenção para as alterações demográficas ao longo do tempo. Nesse sentido, Horvitz & Schemske (1995) verificaram que os anos sob efeito do El Niño foram mais favoráveis para as populações. Clark & Clark (1992) também encontraram variação nas taxas de crescimento das plantas entre anos. Esses resultados exemplificam a importância de se considerar as variações temporais nas taxas demográficas para caracterizar a dinâmica das populações (Olmsted & Alvarez-Buylla 1995; Piñero *et al.* 1986), bem como ilustram a necessidade de realização de estudos de longo prazo na tentativa de elucidar que tipo de variação ambiental é importante para as populações (Horvitz & Schemske 1995).

A resposta populacional à variabilidade ambiental acontece em diferentes escalas espaciais e temporais. Por exemplo, o tempo em que o efeito do maior crescimento de plantas sob condições mais iluminadas no sub-bosque repercutirá no nível populacional será diferente conforme o estágio considerado. Esse efeito pode ser representado pelo valor reprodutivo e pela elasticidade de cada estágio que, no caso do presente estudo, aumentaram ao longo da ontogenia. O baixo valor reprodutivo próximo ao nascimento reflete a probabilidade de um recém-nascido morrer antes de se reproduzir, como também a demora até atingir a idade reprodutiva (Caswell 2001). Isso pode ser encarado como um atraso no tempo de resposta demográfica das plantas ao ambiente, desde o nível individual até o nível populacional, representando mais um componente da variabilidade espacial e temporal das populações. As próprias estimativas dos modelos são dependentes de fatores como o intervalo de tempo a que se referem as taxas demográficas e o número de indivíduos acompanhado. A situação da Ferrovia ilustra esse compromisso: não houve registro de plântulas novas nem de adultos mortos em um ano de estudo. Nesse sentido, populações pequenas devem ser acompanhadas por mais tempo. Da mesma maneira, eventos do ciclo vital que acontecem raramente são evidenciados quando a amostragem é feita em populações grandes ou após maior tempo de investigação. Esse foi o caso da regressão entre estádios, em que se observou apenas um indivíduo jovem regredindo à infante na Represa, que é a área com a maior população.

Conservação de *Lytocaryum hoehnei*

A projeção da estrutura populacional a partir dos modelos de matrizes revelou a variação na estrutura de estádios ao longo do tempo, em todas as áreas. Essas alterações ilustram a maneira pela qual as taxas de sobrevivência, de transição e de fecundidade produzem mudanças no número de indivíduos de cada estágio, traduzidas na variação anual no tamanho populacional. No entanto, como a taxa finita de crescimento populacional é próxima de 1, as mudanças anuais no tamanho das populações, previstas pelos modelos, seriam lentas e de pequena magnitude.

Apesar do número de indivíduos ter diminuído entre os anos de estudo, a população de *L. hoehnei* na reserva como um todo, no Quilombo e na Ferrovia (modelo 2) tenderia a aumentar ao longo do tempo. As tendências de crescimento variaram de 0,2 a 1,5 % ao ano, a partir de quando a estrutura estável seja alcançada. Apesar das taxas de crescimento populacional não terem diferido de 1, como foram utilizados modelos determinísticos quando o valor absoluto for maior do que 1 irá resultar no aumento populacional ao longo do tempo, acontecendo o inverso caso o valor absoluto seja menor do que 1.

A projeção do tamanho populacional até o ano 2030 indicou uma queda no número de indivíduos em todas as áreas, mais acentuada até o ano 2010. Apesar da população da reserva como um todo apresentar tendência de aumento exponencial ao longo do tempo, somente em 2024 a população ultrapassaria o número de indivíduos que existia em 2001. É possível que as populações apresentassem, anteriormente a 2001, uma taxa de crescimento populacional menor do que 1, ou seja de declínio populacional, e próximo ao período amostrado as taxas vitais converteram-se em taxas de reposição, que resultaram em populações com tendência à estabilidade. As populações tenderiam a parar de diminuir e estabilizar-se, porém isso só aconteceria quando sua estrutura de estádios atingisse a estrutura estável associada com as novas taxas vitais, o que explica que o declínio populacional não cessaria imediatamente (Caswell 2001). Essa diferença entre o tamanho da população ao atingir a distribuição estável, segundo as novas taxas demográficas, e o tamanho populacional na época da mudança das taxas é denominado *momentum populacional* (Caswell 2001). O *momentum* de populações em declínio tem grande interesse para a conservação: uma espécie ameaçada que apresenta declínio populacional, e é submetida a um manejo que imediatamente recupera as taxas vitais até o seu nível de reposição, pode continuar declinando até que se estabilize e a magnitude desse declínio deve ser considerada (Caswell 2001).

O período de declínio populacional que antecederia o aumento exponencial pode ser muito relevante para a conservação de *L. hoehnei* na reserva. A importância do período de declínio é evidenciada quando consideramos a situação de cada área: até o ano 2030 as populações da Represa e do Quilombo não teriam atingido o número de indivíduos que possuíam em 2001, o mesmo ocorrendo para a Ferrovia, segundo as previsões do modelo 2, que considera altas taxas de fecundidade e de sobrevivência dos adultos. A variação lenta do tamanho populacional, principalmente no sentido da sua recuperação (por exemplo: a população da Represa demoraria 9 anos para decair ao seu número mínimo e mais de vinte anos para se recuperar dessa queda no seu tamanho), associada à ausência de populações ‘fonte’ (com tendência ao crescimento populacional) nas áreas estudadas, podem sugerir a fragilidade das populações da espécie na reserva. A Ferrovia

necessitaria de ações mais imediatas de manejo, devido ao pequeno tamanho populacional, que a sujeita aos efeitos da estocasticidade demográfica (Caswell 2001).

Entretanto, ações de manejo que apenas visem à manutenção da estabilidade das populações não são suficientes para enfrentar o problema da fragilidade da população da reserva como um todo, que deve ser acessado segundo uma perspectiva metapopulacional. Segundo essa perspectiva, deveria haver populações do tipo 'fonte', que além de apresentarem tendência de aumento populacional podem servir como fonte de emigrantes, que por sua vez podem fundar novas populações ou contribuir para o aumento no tamanho de populações em declínio. O adensamento populacional ou a recuperação de distúrbios parecem ser tarefas complicadas e demoradas, já que a maior contribuição para o aumento populacional seria aumentar a sobrevivência dos adultos, que já é bastante alta (acima de 98 %). A lentidão na recuperação do tamanho populacional, discutida acima, associada à dificuldade em aumentar ainda mais a taxa de sobrevivência dos adultos, reforça a fragilidade das populações de *L. hoehnei* e as dificuldades envolvidas com a recuperação do tamanho populacional após distúrbio.

O aumento na fecundidade dos adultos, que na prática poderia ser alcançado pelo plantio direto de plântulas, produziu efeitos positivos na taxa de crescimento populacional, cuja magnitude foi maior com o aumento da fecundidade. Apesar dessa taxa demográfica apresentar baixa sensibilidade e elasticidade poderia representar uma estratégia de manejo mais viável. O efeito positivo do aumento de 1 % na sobrevivência dos adultos, que representa a taxa vital de maior elasticidade, apesar de ter superado o efeito do aumento de até 50 % na fecundidade, aconteceria de modo mais lento. Além disso, parece mais difícil aumentar ainda mais a sobrevivência das plantas adultas do que plantar mudas. Entretanto, qualquer manejo a ser pensado para a espécie requer estudos adicionais, por exemplo do efeito que a coleta de sementes teria sobre a população, como também da taxa de germinação e da sobrevivência inicial de plântulas antes e depois de transplantadas.

Ambientes como o do Quilombo (Capítulo 3) não seriam favoráveis para a implantação de novas populações a partir de plântulas, dado o baixo valor reprodutivo desse estágio nesse ambiente, resultando em populações com crescimento muito lento. No caso de ambientes como da Represa, apesar das plântulas apresentarem maior valor reprodutivo, a taxa de crescimento populacional foi menor do que 1, o que conduz ao declínio exponencial no número de indivíduos com o passar do tempo. Ambientes semelhantes à Ferrovia seriam mais favoráveis para a implantação de novas populações, apresentando a melhor relação entre o número inicial de plântulas e o tamanho final da população em qualquer intervalo de tempo considerado. No entanto, uma ressalva deve ser feita no

caso da Ferrovia, visto que as projeções foram feitas segundo o modelo 2, que considera altas taxas de sobrevivência e fecundidade dos adultos.

As análises apresentadas exemplificam as dificuldades e as limitações envolvidas com as sugestões práticas para o manejo da espécie, e oferecem as direções iniciais e alguns parâmetros de comparação do destino das populações que ocorrem nos diferentes ambientes da reserva.

Literatura Citada

- Alvarez-Buylla, E. R. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix models and application to a tree species. *The American Naturalist*. 143: 155-191.
- Barot, S.; Gignoux, J.; Vuattoux, R.; Legendre, S. 2000. Demography of a savanna palm tree in Ivory Coast (Lamto): population persistence and life-history. *Journal of Tropical Ecology*. 16: 637-655.
- Bullock, S. H. 1980. Demography of an undergrowth palm in littoral Cameroon. *Biotropica*. 12: 247-255.
- Caswell, H. 2001. *Matrix population models – construction, analysis, and interpretation*. Sinauer Associates. Sunderland. 2ª ed.
- Clark, D. A.; Clark, D. B. 1992. Life history diversity of canopy and emergent trees in a neotropical rain forest. *Ecological Monographs*. 62: 315-344.
- Ferraz, D. K. 2000. Importância dos estudos demográficos para a conservação de plantas. Anais do V Simpósio de Ecossistemas Brasileiros: Conservação. *Publicação ACIESP* nº 109-I. Pg. 420-428.
- Hanski, I. 1997. Predictive and practical metapopulation models: the incidence function approach. Pp. 21-45. In D. Tilman; P. Kareiva (eds.). *Spatial Ecology. The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton Univ. Press. Princeton.
- Hanski, I.; Gilpin, M.E. 1997. *Metapopulation Biology-Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press.
- Hanski, I.; Simberloff, D. 1997. The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. In I. Hanski; M.E. Gilpin (eds.). *Metapopulation Biology-Ecology, Genetics, and Evolution*. Academic Press. Pp. 5-26.
- Hood, G. M. 2003. *PopTools version 2.5.9*. Disponível em <http://www.cse.csiro.au/poptools>. Acesso em 22/01/2004.
- Horvitz, C. C. & Schemske, D. W. 1986. Seed dispersal and environmental heterogeneity in a neotropical herb: a model of population and patch dynamics. In A. Estrada; T. Fleming (eds.). *Fruigivores and seed dispersal*. Dr. W. Junk, Dordrecht, The Netherlands. P. 169-186.
- 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.
- Husband, B. C.; Barrett, S. C. H. 1996. A metapopulation perspective in plant population biology. *Journal of Ecology*. 84: 461-469.
- MathWorks. 2000. *MatLab versão 6.0.0*. The MathWorks, Inc.
- Matos, D. M. S.; Freckleton, R. P.; Watkinson, A. R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology*. 80: 2635-2650.
- Olmsted, I.; Alvarez-Buylla, E. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications*. 5: 484-500.
- Pascarella, J. B.; Horvitz, C. C. 1998. Hurricane disturbance and the population dynamics of a tropical understory shrub: megamatrix elasticity analysis. *Ecology*. 79: 547-563.
- Pinard, M. 1993. Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in an extractive reserve in Acre, Brazil. *Biotropica*. 25: 2-14.
- Piñero, D.; Martinez-Ramos, M.; Sarukhán, J. 1984. A population model of *Astrocarum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology*. 72: 977-991.
- Piñero, D.; Martinez-Ramos, M.; Mendoza, A.; Alvarez-Buylla, E.; Sarukhán, J. 1986. Demographic studies in *Astrocarum mexicanum* and their use in understanding community dynamics. *Principes*. 30: 108-116.
- Ratsirarson, J.; Silander, J. A., Jr.; Richard, A. F. 1996. Conservation and management of a threatened Madagascar palm species, *Neodypsis decaryi*, Jumelle. *Conservation Biology*. 10: 40-52.

- Schemske, D. W., Husband, B. C., Ruckelshaus, M. H., Goodwillie, C., Parker, I. M. & Bishop, J. G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*. 75: 584-606.
- Svenning, J. C. 2002. Crown illumination limits the population growth rate of a neotropical understorey palm (*Geonoma macrostachys*, Arecaceae). *Plant Ecology*. 159: 185-199.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A caracterização dos estádios ontogenéticos de *Lyocaryum hoehnei* – plântula, infante, jovem e adulto – forneceu uma base consistente para as análises demográficas, por meio dos modelos de matrizes, bem como para as análises morfológicas e espaciais. A espécie apresentou um caminho ontogenético comum nas três áreas estudadas, marcado pelo desenvolvimento lento, altas taxas de sobrevivência e baixas taxas de transição.

O fato das plântulas, jovens e adultos possuírem tamanhos diferentes entre as áreas de estudo pode decorrer das diferenças ambientais entre as áreas como também de efeitos de densidade. A luminosidade que atinge o sub-bosque da floresta deve resultar da combinação dos efeitos da cobertura do dossel e do sub-bosque, da altura do dossel e da área basal, sendo que a única variável que diferiu entre as áreas foi a cobertura do sub-bosque. A Ferrovia foi a área com menor número de indivíduos e menor cobertura do sub-bosque, podendo representar mais luz disponível nos estratos inferiores. De acordo com Givnish (1982), só é vantajoso ter a copa mais alta no gradiente vertical quando a densidade da folhagem em redor é grande. O fato da Ferrovia ser a área com as plântulas mais altas e com mais folhas, além da menor densidade de *L. hoehnei*, leva a crer que nessa área a competição interespecífica deve ser importante na regulação do tamanho das plantas. No caso da Represa, que teve os jovens mais altos e grande densidade da palmeira, essa regulação deve acontecer pela competição intraespecífica.

A maioria das plantas de todos os estádios estava exposta a baixos níveis de luz, sendo que a tolerância à sombra diminuiu no decorrer da ontogenia. Apesar de predominar a igualdade no tamanho das plantas de mesmo estádio expostas a diferentes níveis de luz, as exceções concordaram com a tendência apontada por Chazdon (1985, 1986) de que plantas menores ocorrem em situações mais sombreadas.

As diferenças entre as áreas estudadas, em termos da morfometria, das relações com o ambiente, da distribuição espacial e da estrutura populacional resultaram nas diferenças demográficas observadas. Apesar de todas as áreas apresentarem tendência à estabilidade populacional (λ não diferente de 1), é provável que elas estão sujeitas a diferentes forças reguladoras. Foi observada a tendência de haver aumento desproporcional da mortalidade da palmeira com o aumento da densidade total, sendo que esse aumento exagerado ocorre a partir de 32 plantas por parcela de 100 m². O fato da Represa possuir o maior número de sub-parcelas com densidade igual ou superior a 32 plantas pode indicar que essa área está mais sujeita a apresentar auto-regulação por meio de mecanismos dependentes de densidade. Esses mecanismos seriam mais efetivos para regular as

populações de *L. hoehnei* se ocorressem no estágio adulto, cuja sobrevivência apresentou maior sensibilidade e elasticidade de λ . No entanto, analisando a mortalidade das plantas de cada estágio somente as plântulas mortas mostraram efeito negativo da densidade. É possível que o efeito negativo da densidade observado para o total de plantas resulte de uma combinação de processos que agem no nível individual. Nesse sentido, estudos futuros que utilizem modelos baseados nos indivíduos devem contribuir para o avanço do entendimento dos fatores envolvidos com a variação temporal e espacial das populações de *L. hoehnei* na reserva.

A realização de estudos sobre a biologia reprodutiva e a genética de populações de *L. hoehnei* são fundamentais para o conhecimento integral da espécie. Além disso, estudos de longo prazo envolvendo a amostragem em várias posições topográficas e incluindo variáveis edáficas são necessários para a maior compreensão dos processos envolvidos com os padrões espaciais e demográficos observados. Do mesmo modo, a investigação da variação temporal na fecundidade, por exemplo em termos da produção de sementes por indivíduo, associada aos estudos da germinação de sementes e da sobrevivência inicial das plântulas é fundamental para embasar ações de manejo que utilizem o plantio de mudas. Ainda, experimentos para avaliar as distâncias em que as sementes são dispersas, bem como a sua interação com os animais dispersores, podem contribuir para avaliar o grau de isolamento demográfico entre as populações.

Conservação

O presente estudo evidenciou a variabilidade espacial na morfologia, na estrutura populacional e na demografia de *L. hoehnei* na reserva, além da variação na relação entre a densidade da palmeira e algumas variáveis ambientais. Além disso, foram apontados indícios da fragilidade das populações de *L. hoehnei* na reserva relacionados à dificuldade de recuperação após distúrbio, como também pelo fato de nenhuma das áreas apresentar tendência significativa de aumento populacional.

Apesar de estudos de longo prazo serem necessários para o entendimento mais preciso do funcionamento das populações, algumas recomendações podem ser feitas no sentido da conservação da espécie na reserva:

- 1) Conservar a estrutura do dossel por meio de ações como o combate ao fogo e a inibição do corte seletivo de árvores, por exemplo de *Euterpe edulis*. De maneira geral, *L. hoehnei* é favorecida pelas condições sombreadas do sub-bosque em todas as fases do ciclo vital (Capítulo 2), o que provavelmente limita sua ocorrência em áreas muito perturbadas.
- 2) Controlar as populações do bambu *Merostachys riedeliana*. A densidade de *L. hoehnei* pode diminuir em regiões com grande densidade desse bambu (Capítulo 3). Como apontado em outros estudos

(Guilherme 1999; Oliveira-Filho *et al.* 1994), essa espécie pode alterar a estrutura da floresta retardando seu desenvolvimento sucessional, o que justifica o controle da espécie nos trechos da reserva em que ela ocorre em grandes densidades.

3) Produzir mudas de *L. hoehnei*. Uma solução mais efetiva para a colonização de áreas que sofreram forte distúrbio no passado, onde a espécie não ocorre atualmente, pode ser o plantio direto de mudas.

O presente estudo pretendeu contribuir para o conhecimento da ecologia de *Lytocaryum hoehnei* em diferentes escalas, ao mesmo tempo em que pretendeu oferecer as bases iniciais para a conservação da espécie na Reserva Florestal do Morro Grande. No entanto, a conservação da espécie requer ações práticas que devem ser aliadas ao desenvolvimento de estudos de longo prazo que visem à manutenção das populações e à persistência da espécie. Ações de manejo baseadas no conhecimento prévio do funcionamento das populações devem ser priorizadas, tendo-se em mente a variabilidade possível dos seus resultados, dada a complexidade dos sistemas naturais.

Literatura Citada

- Chazdon, R. L. 1985. Leaf display, canopy structure, and light interception of two understory palm species. *American Journal of Botany*. 72: 1493-1502.
- Chazdon, R. L. 1986. The costs of leaf support in understory palms: economy versus safety. *The American Naturalist*. 127: 9-30.
- Givnish, T. J. 1982. On the adaptive significance of leaf height in forest herbs. *The American Naturalist*. 120: 353-381.
- Guilherme, F. A. G. 1999. *Efeitos do regime de inundação e de bambus na dinâmica da comunidade arbórea de um fragmento de floresta semidecídua no sul de Minas Gerais*. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal de Lavras. Lavras.
- Oliveira-Filho, A. T.; Vilela, E. A.; Gavilanes, M. L.; Carvalho, D. A. 1994. Effect of flooding regime and understory bamboos on the physiognomy and tree species composition of a tropical semideciduous forest in Southeastern Brazil. *Vegetatio*. 113: 99-124.

”De tudo, ficaram três coisas:
a certeza de que estamos sempre começando...
a certeza de que é preciso continuar...
a certeza de que seremos interrompidos antes de terminar...

Portanto devemos:
fazer da interrupção um caminho novo...
da queda, um passo de dança...
do sonho, uma ponte...
da procura, um encontro.”

Fernando Pessoa