UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

LUÍS C. BERNACCI

Aspectos da demografia da palmeira nativa *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman,
jerivá, como subsídios ao seu manejo.

Orientador: Dr. Fernando R. Martins

Co-orientador: Dr. Flávio A.M. Santos

Tese apresentada ao Instituto de Biologia da
Universidade Estadual de Campinas, como parte
das exigências para a obtenção do título de
doutor em Biologia Vegetal.

Campinas

2001

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Luís Carlos Bernacci
e aprovada pela Comissão Julgadora.

Fernando R. Martins
05/12/2001

UNIDADE	AV
Nº CHAMADA/UNICAMP	B456a
V	BY
TOMADA	48319
PREÇO	16.83710 e
PREÇO	R\$ 11,00
DATA	17/04/02
Nº CPD	

CM00166269-2

318 ID 236678

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

B456a Bernacci, Luís Carlos
Aspectos da demografia da palmeira nativa *Syagrus romanzoffiana*
(Cham.) Glassman, jerivá, como subsídios ao seu manejo/Luís
Carlos Bernacci. --
Campinas, S.P:[s.n.], 2001.

Orientador: Fernando Roberto Martins
Co-Orientador: Flávio Antonio M. dos Santos
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia.

1. Florestas tropicais. 2. Demografia. 3. Palmeiras. I. Martins,
Fernando Roberto. II. Santos, Flávio Antonio M. dos. III.
Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia.
IV. Título.

ÍNDICE

Índice	1
Agradecimentos	4
Abstract	7
Resumo	8
Introdução geral	10
Capítulo 1: Estrutura de estádios ontogenéticos numa população da palmeira <i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman (Arecaceae)	15
Abstract	16
Resumo	17
Introdução	18
Material e métodos	21
Resultados	23
Discussão	26
Referências bibliográficas	33

Capítulo 2: Relações entre altura e diâmetro na ontogênese de indivíduos em uma população

nativa de <i>Syagrus romanzoffiana</i> (Cham.) Glassman (Arecaceae)	43
Abstract	44
Resumo	44
Introdução	46
Material e métodos	49
Resultados	51
Discussão	53
Referências bibliográficas	59

Capítulo 3: Padrão espacial de uma população de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman

(Arecaceae) em um fragmento florestal no sudeste do Brasil.	71
Abstract	72
Resumo	72
Introdução	74
Material e métodos	76
Resultados	80
Discussão	81
Conclusões	88
Referências bibliográficas	89

Capítulo 4: Dinâmica populacional da palmeira nativa jerivá, *Syagrus romanzoffiana* (Cham.)

Glassman, em um fragmento florestal no sudeste do Brasil.	99
Abstract	100
Resumo	100
Introdução	102
Material e métodos	104
Resultados	107
Discussão	109
Referências bibliográficas	116
Considerações finais	125
Referências bibliográficas	130

Agradecimentos

Antes de deixar registrados meus agradecimentos a todos aqueles que colaboraram de forma direta ou indireta para que esta tese chegasse à sua conclusão, gostaria de pedir desculpas por possíveis omissões e esquecimentos.

Ao longo do extenso período desde o início da tese (1992) até a sua finalização, tive a oportunidade de conhecer muitas pessoas, particularmente dentro da própria UNICAMP, com as quais foi possível estabelecer um contato cordial, através do qual foi criado um ambiente de troca de idéias e de emoções, altamente salutar.

Agradeço especialmente ao meu orientador (Fernando) pela paciência e persistência, pela grande capacidade de superar conflitos, pelo grande coração e pela disposição em partilhar um pouco do seu vasto conhecimento comigo;

Ao Dr. Flavio A.M. Santos (Flavião) igualmente pela paciência e disposição em tentar passar-me algumas noções de estatística, além do companherismo constante e valiosas críticas e sugestões durante o desenvolvimento da pesquisa;

À Dra. Sigrid L. Jung Mendaçolli e ao Dr. Renato F. A. Veiga, Chefe da antiga Seção de Botânica Econômica e Diretor do Centro de Recursos Genéticos Vegetais & Jardim Botânico, respectivamente, bem como aos Diretores do IAC, Drs. Ondino C. Bataglia e Eduardo A. Bulisani, pela amizade, incentivo e possibilidade de continuar desenvolvendo atividades relacionadas à tese;

Ao Alexandre F. Souza pela possibilidade de utilização do programa de computador para as análises de replicação de λ , desenvolvido por Paulo F. de Souza;

Aos Drs. John D. Hay, Sandra M. Carmello Guerreiro, Tereza C.S. Sposito e Dalva M. Silva Matos pelas críticas e valiosas sugestões apresentadas durante a pré-banca. Aos Drs. Luiz A.F. Matthes e Marilene L.A. Bovi por valiosas sugestões e informações prestadas e por terem aceito o convite para participarem da banca examinadora.

Ao Roque Cielo Filho, por viabilizar a participação do Dr. Hay em minha banca de tese;

Aos Drs. Hélio Prado, Ricardo M. Coelho, Jener F.L. Moraes, Wesley R. Silva, Larry R. Noblick e Rachel B.Q. Voltan pela amizade, pelas informações fornecidas e colaborações diversas;

Aos Drs. George J. Shepherd, João Semir, Maria do Carmo E. Amaral, Roseli B. Torres, Laura M.M. Meletti, Marta D. Soares-Scott pela convivência e pelas críticas e valiosas sugestões apresentadas ao meu projeto de qualificação, que espero vir a desenvolver “Coleta, identificação, caracterização e conservação “ex situ” de espécies nativas de PASSIFLORACEAE do Estado de São Paulo.”;

Aos Drs. Ângela B. Martins, Roseli R. Sharif, Kikyo Yamamoto, Jorge Veja e Ana M.G.A. Tozzi, coordenadores da comissão de pós-graduação e à Dra. Luiza S. Kinoshita e especialmente à Josênia L. Oliveira, pela amizade, apoio e atenção durante o período da realização da tese;

À Fundação José Pedro de Oliveira, administradora da Reserva Municipal de Santa Genebra, pela permissão do acesso à área;

À CAPES pelos dois anos de bolsa de estudo, na fase inicial do projeto;

Aos meus pais, Darcy e Isaura, pelo apoio constante;

À Dra. Patrícia C. Lobo Faria, pela convivência, companherismo e valiosas discussões sobre ecologia da e na floresta paludícola e pela vibrante torcida pelo término da tese e nas arquibancadas, juntamente com Renato Goldenberg, Alan Sciamarelli, Luiz A. Moreira, Carlos A. Silva, Celso e muitos outros felizes corinthianos e ao meu irmão Lidinei, infelizmente torcedor de outra agremiação (não se menciona o nome), mas que enfrentou filas para nos garantir os ingressos;

À Luciane, Yvonne, Cris, Pedro, Moacir, Paulo, Dona Neide, Darcy, Mirian, Sebastião, Walter, Dona Nair, Hugo, Ataliba, funcionários e estagiários do CRGV&JB, pela convivência agradável e colaboração no campo e em outros momentos da tese;

Aos amigos, colegas, docentes e funcionários da Botânica e Ecologia (Zoologia) da UNICAMP e de outras instituições: Andréia, Fábio, Dio, Géza, Alberto Jorge, João Meira, Renata,

Márcia, Flávia, Zé Eduardo, Geraldo, Giselda, Rosi, Tamashiro, Joly, Wolker, Ana Odete, Eliana, Olga, Gabriele, Marília, Marlies, Maria de Fátima, Ângela Sartori, Sandro, Alex, Brita, Cátia, Cida, Ingrid, Analú, Tião, João Carlos, Rodolfo, Seu Zé, Sueli, Rosângela, Rodrigo, Simone, Luciane, Roberta, Adriana, Jean, Catharino, Inês, Reinaldo, Bicudo, Brown, Benson, Thomas e Hermógenes e Adão (in memorian) e muitos mais que viveram comigo um pouco desta tese,

mas, vou parando por aqui ...

A todos um muito obrigado e um grande abraço!!!!!!

Do fundo do coração.

ABSTRACT - (Aspects of the demography of the native palm *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, jerivá, as subsidies to its management). A native population of jerivá was studied in 1993 and 400 ± 3 days later in 1994 in the swamp forest of the Santa Genebra Municipal Reserve (22°48'34"-50'13"S e 47°06'15"-07'33"W). It was possible to: 1) characterize the ontogenetic stages after-germination, recognizing six stages in the population – seedling, juvenile phase 1, juvenile phase 2, immature, virgin and reproductive – that presented morphologic features and distinct properties. It had overlapping of sizes between the stages, however, the average size, in general, was gradually larger, also the stages differed in relation to leaf size (in the studied stages) and leaf number, diameter and height; 2) determine the allometric relationships between diameter (d) and height (h) in the ontogenetic stages, verifying that the relation height/diameter increased among ontogenetical stages. The stages with an aerial stem (immature, virgin and reproductive) showed a relationship that not differ significantly from the model of geometric similarity ($H = k.D$). In initial ontogenetic stages (seedling, juvenile phase 1, juvenile phase 2) height was greater than predicted by the model, possibly because the plants were protected against winds in the forest understory and short height and petiole lifespan. The most distant individuals from the allometric standard of the ontogenetic stage did not survive between observations (400 ± 3 days); 3) determine the spatial pattern during ontogeny. The initial stages presented an aggregated spatial distribution, however, for juvenile phase 2, in 1993, and for immature, in 1994, the spatial pattern changed to random. Births had an aggregated distribution, implying where seedling also distributed aggregately and close to the mother-plant, except in very flooded sites, where germination was inhibited. Mortality was higher next to the largest individuals and the transition to the posterior stages was lower next to these individuals, possibly in function of the necessity of gradually higher levels of light for the transition to the more advanced stages. Thus, dispersival could increase the possibilities of survival and transition in the studied population; 4) investigate the population dynamics, verifying that the density and the structure of stages did not vary significantly during the studied

period and that the population, in accordance with a matrix model, presented $\lambda = 1,001658$, that was not significantly different from 1, using simulations through a bootstrap. The observed stage structure did not vary of that predicted at steady state, even the ratio of immature having had a visible increase. A simulated extraction of plants for palmito harvesting indicated a population decrease, but the simulations indicated that the extraction of seeds would not provoke population reduction, thus can constitute an alternative of economic exploration, that it would to be investigated analyzing if damage to the associated fauna would not exist.

Key Words: *Syagrus romanzoffiana*, palms, ontogenetic stages, allometric relationship, spatial pattern, stage structure, matrix population models, palmito, management, swampy forest, Brazil.

RESUMO – (Aspectos da demografia da palmeira nativa *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, jervá, como subsídios ao seu manejo.). Foram feitas observações na população de jervá da floresta paludícola da Reserva Santa Genebra (22°48'34"-50'13"S e 47°06'15"-07'33"W), em 1993 e, depois de 400 ± 3 dias, em 1994, o que tornou possível: 1) a caracterização dos estádios ontogenéticos pós-germinativos, reconhecendo-se seis estádios na população – plântula, juvenil fase 1, juvenil fase 2, imaturo, virgem e reprodutivo - que apresentaram características morfológicas e propriedades distintas. Houve sobreposição de tamanhos entre os estádios. Entretanto, o tamanho médio, no geral, foi progressivamente maior, sendo que os estádios diferiram em relação ao comprimento (nos estádios estudados) e número de folhas, ao diâmetro e à altura; 2) a determinação das relações alométricas entre o diâmetro (D) e a altura (H) nos diferentes estádios ontogenéticos, verificando-se que a relação diâmetro/altura aumentou durante a ontogênese, sendo que nos estádios com estipe (imaturo, virgem e reprodutivo), a reta alométrica não diferiu significativamente do modelo de similaridade geométrica ($H = k.D$) e nos demais estádios, a altura foi maior que a prevista pelo modelo, provavelmente porque as plantas tinham pequena altura, estavam protegidas contra ventos no sub-dossel da floresta e o pecíolo

tinha duração relativamente curta. Indivíduos que morreram no período de estudo tinham relação alométrica diferente dos que sobreviveram; 3) a determinação do padrão espacial durante a ontogênese, verificando-se nos estádios iniciais distribuição espacial agregada, entretanto, a partir do estágio juvenil 2, em 1993, ou do estágio imaturo, em 1994, o padrão espacial alterou-se para aleatório. Os nascimentos tinham distribuição agregada, implicando em que as plântulas também se distribuíssem agregadas e próximo às plantas-mãe, exceto em locais alagados, nos quais o recrutamento era inibido. A mortalidade foi maior próximo aos indivíduos maiores e a transição aos estádios posteriores foi menor próximo a estes indivíduos maiores, possivelmente em função da necessidade de níveis progressivamente maiores de luz para a transição aos estádios progressivamente mais adiantados. Assim, atuação de dispersores pode aumentar as possibilidades de sobrevivência e transição na população estudada; 4) a investigação da dinâmica populacional, verificando-se que a densidade e a estrutura de estágio não variaram significativamente durante o período de estudo e que a população, de acordo com um modelo matricial, apresentou $\lambda = 1,001658$, que não mostrou-se significativamente diferente de 1, através de simulações "bootstrap". A estrutura de estádios observada não variou daquela prevista como estável, embora a proporção de imaturos tenha tido um aumento visível. A extração simulada, mesmo em pequena intensidade, de plantas para exploração de palmito indicou um decréscimo populacional, mas as simulações indicaram que a extração de sementes, mesmo com grandes intensidades, não provocariam diminuição populacional, assim pode constituir uma alternativa de exploração econômica que mereceria ser melhor investigada, tomando-se também o cuidado de analisar se não existiriam prejuízos à fauna associada.

INTRODUÇÃO GERAL

A cobertura florestal original em São Paulo foi drasticamente reduzida ao longo do tempo, cobrindo atualmente menos de 5% da área territorial do Estado (Victor 1975, Viana & Tabanez 1996). As altas taxas de desmatamento a que têm sido sujeitas as regiões tropicais transformaram fortemente a paisagem com a redução das florestas a fragmentos de tamanhos e qualidades diversas (Whitmore 1997, Metzger et al. 1997). A Mata Atlântica, que se estende pela região leste do Brasil (Joly et al. 1999) constitui um bioma ímpar e apresenta um dos mais altos níveis de diversidade e de endemismo no mundo (Mori et al. 1981, Fonseca 1985). Entretanto, é um dos biomas mais ameaçados (Dean 1996, Viana & Tabanez 1996). As áreas florestais da Mata Atlântica constituem-se, em sua maioria, de fragmentos pequenos, de domínio privado (Fonseca 1985, Ranta et al. 1998) e estão sob diferentes pressões.

A exploração de produtos florestais não madeireiros tem sido apontada atualmente como alternativa ao desmatamento (Bernal 1998). Apesar de isoladamente os produtos florestais não madeireiros serem insuficientes para evitar as grandes taxas de desmatamento nas regiões tropicais, em algumas áreas podem dar grande suporte à conservação da natureza (Bernal 1998).

Em muitas comunidades vegetais florestais neotropicais, as palmeiras destacam-se pela abundância e riqueza específica, tanto no sub-bosque quanto nos estratos superiores. As grandes abundância e diversidade das palmeiras nessas comunidades indicam que são elementos de grande importância na estrutura e funcionamento dos ecossistemas (Durán & Franco 1992). Além de sua importância ecológica, destacam-se por sua importância econômica como fonte de produtos florestais não madeireiros, tais como o açazeiro, *Euterpe oleracea* Mart., da qual se extraem frutos e palmito (Clement et al. 1999), e a palmeira babaçu, *Attalea speciosa* Mart. ex Spreng., utilizada para a extração de óleo das sementes (Markley 1971).

O jerivá, *Syagrus romanzoffiana*, apesar da grande heterogeneidade das florestas ribeirinhas, principalmente se distantes entre si (Oliveira Filho & Ratter 1995, Bernacci et al.

1998, Rodrigues & Nave 2000), é uma das poucas espécies freqüentes, ocorrendo em mais da metade (54,3%) deste tipo de mata (Rodrigues & Nave 2000). Desde o sul até o centro-oeste do Brasil, é a palmeira mais freqüente na natureza e em cultivo (Noblick 1996), sendo uma das espécies de palmeiras indicadas para a produção de palmito (Instituto Agronômico 1997, Bovi 1998). Manejado dentro das formações florestais na ampla área de sua ocorrência, pode contribuir, de um lado, para a preservação (e eventualmente expansão) da cobertura florestal nativa e, de outro, para proporcionar lucro advindo de sua exploração nas reservas florestais de domínio privado, em áreas onde não ocorre a juçara, ou complementarmente à exploração desta. Contudo, para possibilitar um manejo adequado, há necessidade de conhecimento prévio sobre as populações envolvidas no manejo, notadamente sobre o crescimento e a manutenção da população.

Estudos de dinâmica populacional são importantes para o entendimento dos fatores que determinam as alterações numéricas ocorrentes entre as distintas fases do ciclo de vida dos organismos e em consequência do tamanho populacional (Silvertown 1987), inclusive para prever mudanças em uma população sob diferentes pressões, tais como aquelas resultantes da exploração (Bernal 1998).

Diferentes populações variam em suas proporções de indivíduos jovens e adultos, sendo possível estudar a dinâmica populacional através da estruturação das populações por idade. Entretanto, a determinação de idade em plantas é bastante difícil e a estruturação da população em estádios permite contornar esta dificuldade (Manly 1990). Segundo Gatsuk et al. (1980), o ciclo de vida dos indivíduos em uma população consiste de uma série de estádios morfológicamente reconhecíveis, que são produzidos um após o outro, até a morte, caracterizando-se pela aquisição e ou perda de certas estruturas e propriedades, além de várias mudanças morfológicas, anatômicas, fisiológicas e bioquímicas que ocorrem durante a ontogenia. Assim, um indivíduo, em cada momento, poderia ser caracterizado não só por sua idade cronológica como também por critérios biológicos típicos de certo intervalo de seu

desenvolvimento, que é chamado estágio ontogenético (Carvalho et al. 1999). A duração média de cada estágio ontogenético em cada espécie de planta é fixada geneticamente, mas, como as condições ambientais podem variar grandemente, diferentes indivíduos podem atingir um mesmo estágio ontogenético com diferentes idades cronológicas (Gatsuk et al.1980). Deste modo, o estudo da estrutura de estágios ontogenéticos de uma população de plantas fornece muito mais informações com significado ecológico do que o estudo de sua estrutura etária (Silvertown & Doust 1993).

Por outro lado, a variação de tamanho é um dos traços morfológicos mais conspícuos em uma população, sendo possível estruturá-la por tamanhos. Um tamanho grande pode aumentar a habilidade competitiva de um organismo ou diminuir a sua vulnerabilidade à predação. Organismos grandes conseguem manter maior constância das funções fisiológicas, em face das variações ambientais. O maior tamanho individual implica não só em maior chance de sobrevivência como também em maior aptidão (produção de propágulos) no indivíduo adulto. O tamanho, entretanto, pode aumentar alguns riscos: uma árvore grande tem maior probabilidade de cair com o vento ou ser atingida por um raio; grandes organismos necessitam de mais energia para a sobrevivência, crescimento e reprodução e podem, então, ser mais susceptíveis à escassez de recursos (Begon et al. 1996).

Para crescer em altura, evitando quebras, o caule das plantas precisa ser suficientemente durável, rígido e espesso (Rich et al. 1986), mas isso representa um custo adicional, já que os recursos têm que ser destinados a uma função não diretamente ligada à produção fotossintética nem à reprodução (Givnish 1982). O aumento da rigidez e dureza dos tecidos possibilita à planta atingir uma altura maior, sem aumentar o diâmetro do caule. Esgotada esta via, há necessidade de alterações nas proporções entre o diâmetro e a altura da planta, para que o crescimento em altura seja viável (Niklas 1993), existindo três modelos alométricos usados para descrever a relação entre a altura e o diâmetro do caule nas plantas.

Além da estruturação dos indivíduos, uma população pode variar em relação ao modo como os indivíduos distribuem-se no campo. Uma planta só pode adquirir os recursos necessários à sua sobrevivência, tais como luz, água e nutrientes, se ocupar um espaço suficiente para capturá-los. A maneira como os indivíduos de uma população ocupam o espaço é chamada de padrão espacial e, embora populações diferentes possam ter a mesma densidade (número médio de indivíduos por unidade de área), o resultado da ação dos mesmos processos pode ser bem diferente, se os padrões espaciais das populações forem diferentes (Brower & Zar 1984). Se o padrão espacial for determinado predominantemente por interações bióticas, espera-se encontrar uma relação inversa entre o tamanho individual e a densidade, com menor número de indivíduos por área e maior tamanho dos sobreviventes durante a ontogênese da população (Harper 1977, White 1985, Hutchings 1986). Porém, a mortalidade pode não estar relacionada à densidade nem à distância da planta-mãe e isso tem sido interpretado como decorrente da maior importância de fatores abióticos na determinação das taxas de mortalidade (Hutchings 1986). Se o ambiente é heterogêneo, espera-se que a mortalidade seja maior nos sítios menos favoráveis aos indivíduos da população (Hutchings 1986). Neste caso, o padrão espacial de adultos pode ser mais agregado que o dos estádios ontogenéticos iniciais (Hutchings 1986). Entretanto, se o recurso não for uniformemente distribuído no espaço, tal como a disponibilidade de luz decorrente da abertura de clareiras, pode não ocorrer agregação (Yeaton 1979, Augspurger 1983, 1984).

O primeiro objetivo do presente estudo foi determinar a possibilidade de reconhecer estádios ontogenéticos em uma população de jerivá, o que constituiu o primeiro capítulo da tese. Buscou-se igualmente verificar se existia consistência entre os diferentes estádios ontogenéticos, em relação ao tamanho dos indivíduos. A partir de alguns resultados obtidos no primeiro capítulo, o tamanho dos indivíduos foi investigado com maior profundidade, estudando-se as relações alométricas entre o diâmetro e a altura das plantas, no campo, o que constituiu o segundo capítulo da tese. No terceiro capítulo estudou-se o padrão espacial

da população, investigando-se possíveis fatores que poderiam influenciá-lo. Finalmente, no quarto e último capítulo, foi investigada a dinâmica populacional, através de um modelo matricial, determinando-se as taxas de transição entre os diferentes estádios, a taxa de reprodução e o incremento populacional. Ainda no quarto capítulo, foi investigada a possibilidade de extração de palmito, na população estudada, através da simulação da retirada de indivíduos e outras alternativas foram apresentadas.

CAPÍTULO 1: Estrutura de estádios ontogenéticos numa população da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae)

LUÍS C. BERNACCI¹, FERNANDO R. MARTINS² & FLAVIO A.M. SANTOS²

título resumido: Estádios ontogenéticos em *Syagrus romanzoffiana*.

¹ Curso de pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Estadual de Campinas, nível doutorado. Endereço atual: Centro de Recursos Genéticos Vegetais e Jardim Botânico, Instituto Agronômico, Caixa Postal 28, 13001-970 Campinas, SP, Brasil. e-mail: <bernacci@barao.iac.br>.

² Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, 13081-970 Campinas, SP, Brasil.

ABSTRACT – (Ontogenetic stage structure in a population of the palm *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae)). *Syagrus romanzoffiana*, commonly known as “jerivá”, has great economic importance, with different usages including palm heart of high quality. To study the bases of the life cycle of this palm, we studied a natural population in the swampy forest of the Santa Genebra Municipal Reserve (22°48'34"-50'13"S and 47°06'15"-07'33"W), municipality of Campinas, state of São Paulo, where it is an emergent tree with large phytosociological importance. Observations and measurements (total height and diameter at ground level) were made in 1993 in randomly placed 100 plots (5 x 5 m) and sub-plots (2 x 2 m) inside an area of 1 ha, and were repeated in 1994, after 400 ± 3 days. Six ontogenetic stages were recognized: seedling (narrow, entire leaf), juvenile phase 1 (entire leaf width > 2 cm), juvenile phase 2 (segmented leaf), immature (segmented leaf, aerial stem), virgin (segmented leaf, aerial stem, cauligenous roots), and reproductive (segmented leaf, aerial stem, cauligenous roots, periodical appearing of reproductive structures). Size overlap occurred between successive ontogenetic stages. The production of leaves (average ± standard error) during 400 days in the respective stages was of 1.4±0.04, 1,51±0.06, 0.38±0.06, 0.86±0.28, 1.63±1.09, 1.55±0.40, being significantly smaller only in juvenile 2. The structures and properties acquired or lost by the plants in each stage could represent different adaptative vantages under different circumstances that the plants face during their ontogenetic development.

Key words – *Syagrus romanzoffiana*, palm, ontogenetic stages, stage-structured population, swampy forest, Brazil

RESUMO - (Estrutura de estádios ontogenéticos numa população da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae)). O jerivá tem grande importância econômica, tendo diferentes usos e palmito de boa qualidade. Com o objetivo de conhecer características básicas de seu ciclo de vida, estudou-se uma população natural na floresta paludícola da Reserva Municipal de Santa Genebra (22°48'34"-50'13"S e 47°06'15"-07'33"W), Campinas, estado de São Paulo, onde a palmeira é emergente e tem grande importância fitossociológica. Observações e medições iniciais (altura total e diâmetro da planta no nível do solo) foram feitas em 1993 em 100 parcelas (5 x 5 m) e sub-parcelas (2 x 2 m) aleatórias, dentro de uma área de 1 ha, e as finais, em 1994, após 400 ± 3 dias. Foram reconhecidos seis estádios ontogenéticos: plântula (folha inteira estreita), juvenil fase 1 (folha inteira, largura ≥ 2 cm), juvenil fase 2 (folha segmentada), imaturo (folha segmentada e estipe aéreo), virgem (folha segmentada, estipe aéreo e raízes caulígenas) e reprodutivo (folha segmentada, estipe aéreo, raízes caulígenas e presença periódica de estruturas reprodutivas). Ocorreu sobreposição de tamanho entre os estádios ontogenéticos. A produção de folhas (média $\pm$ erro padrão) por 400 dias nos respectivos estádios foi de $1,4 \pm 0,04$, $1,51 \pm 0,06$, $0,38 \pm 0,06$, $0,86 \pm 0,28$, $1,63 \pm 1,09$, $1,55 \pm 0,40$, sendo significativamente menor apenas em juvenil 2. As estruturas e propriedades que as plantas ganham ou perdem em cada estágio representariam diferentes vantagens adaptativas sob diferentes circunstâncias pelas quais a planta passa ao longo de seu desenvolvimento ontogenético.

Introdução

O gênero *Syagrus* (Arecaceae), endêmico da América do Sul e com centro de diversidade entre os estados da Bahia e Minas Gerais, Brasil, é constituído por cerca de 42 espécies e oito híbridos naturais, sendo sete interespecíficos e um intergenérico (Noblick 1996). *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, o jerivá, é a espécie com a distribuição mais ampla, ocorrendo ao norte até a Bolívia e Bahia e ao sul até o Uruguai e Argentina, sendo mais abundante no sul e leste do Brasil (Glassman 1987). A espécie já foi considerada como constituindo um gênero à parte, *Arecastrum*, devido à presença da gibosidade no endocarpo, mas esta classificação não é aceita atualmente (Noblick 1996). Por ser altamente decorativo e apresentar facilidade de transplante quando adulto, o jerivá é a palmeira mais usada na arborização de ruas e avenidas em todo o Brasil (Lorenzi 1992, Lorenzi *et al.* 1996), sendo também usado na arborização em muitos outros países (Graf 1986). É usado em construções, pois sua madeira é moderadamente pesada, dura e altamente durável (Lorenzi 1992). É planta apícola, fornecendo pólen e néctar para *Apis mellifera* L. (abelha europeia e africanizada), *Tetragonisca angustula* Latreille (jataí) e *Trigona* sp (irapuá), entre outras espécies (Siqueira 1989, Souza *et al.* 1994). A polpa do fruto é comestível e apreciada pelo homem, por suínos e outros animais (Sanhotene 1989). Os frutos e as folhas, servem como alimento para o gado (Bondar 1964) e as brácteas são usadas em artesanato (Noblick 1991). A semente apresenta de 25% a 52% de gordura (Nogueira & Machado 1950) e seu palmito apresenta sabor ligeiramente amargo (Corrêa 1969), sendo a palmeira uma das espécies indicadas para a produção deste alimento (Instituto Agrônômico 1997, Bovi 1998).

A palmeira *Euterpe edulis* Mart., juçara, representa o padrão de palmito de qualidade, entretanto, suas populações diminuíram drasticamente em decorrência da exploração descontrolada, levando à promulgação de instrumento jurídico (Resolução SMA 16 de 21-6-94) para regulamentar a sua extração (Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo 1994). Existem muitos estudos para a produção de palmito a partir da juçara (ver Reis & Reis 2000), entretanto, o jerivá pode ser uma alternativa à exploração da juçara por ocorrer em áreas em que a

juçara não ocorre e, quando ambas as espécies co-ocorrem, ocupar ambientes distintos (Lorenzi 1992, Henderson et al. 1995, observação pessoal). Manejado dentro das formações florestais na ampla área de sua ocorrência, o jerivá pode contribuir, de um lado, para a preservação (e eventualmente expansão) da cobertura florestal nativa e, de outro, para proporcionar lucro advindo de sua exploração nas reservas florestais de domínio privado, em áreas onde não ocorre a juçara, ou complementando a exploração desta. Contudo, para possibilitar um manejo adequado, há necessidade de conhecimento ecológico prévio sobre as populações envolvidas no manejo, especialmente sobre seu ciclo de vida.

Segundo Gatsuk *et al.* (1980), o ciclo de vida dos indivíduos em uma população consiste de uma série de estádios morfologicamente reconhecíveis, que são produzidos um após o outro, até a morte, caracterizando-se pela aquisição e ou perda de certas estruturas e propriedades, além de várias mudanças morfológicas, anatômicas, fisiológicas e bioquímicas que ocorrem durante a ontogenia. Assim, uma planta individual, em cada momento, poderia ser caracterizada não só por sua idade cronológica como também por critérios biológicos típicos de certo intervalo de seu desenvolvimento, que é chamado estágio ontogenético (Carvalho *et al.* 1999). O estudo da estrutura de estádios da população permite contornar o difícil problema de determinar a idade das plantas (Manly 1990). A duração média de cada estágio ontogenético em cada espécie de planta é fixada geneticamente, mas, como as condições ambientais podem variar grandemente, diferentes indivíduos podem atingir um mesmo estágio ontogenético com diferentes idades cronológicas (Gatsuk *et al.* 1980). Assim, o estudo da estrutura de estádios ontogenéticos de uma população de plantas fornece muito mais informações com significado ecológico do que o estudo de sua estrutura etária (Silvertown & Doust 1993). Lawson & Poethig (1995) afirmaram que as plantas têm um mecanismo de regulação interna que percebe as condições ambientais e, em função delas, aceleram ou retardam seu desenvolvimento. Esse mecanismo seria independente do tamanho e da idade da planta, regulando sua morfogênese através de ativação gênica intermediada por hormônios em cada estágio ontogenético, de modo diferente em cada espécie.

Por exemplo, em *Arabidopsis*, a giberelina promove o florescimento, mas, em *Hedera helix*, promove o surgimento de características juvenis (Finkelstein & Zeevant 1994 e Zimmerman *et al.* 1985 *apud* Lawson & Poethig 1995).

A seqüência de estádios ontogenéticos é um dos aspectos mais evidentes da história de vida de uma população (Begon *et al.* 1996). A história de vida de uma população é manifestada através do padrão de crescimento, diferenciação, acúmulo de reservas e, especialmente, reprodução de seus indivíduos, sendo a variação de tamanho um dos traços morfológicos mais conspícuos na seqüência dos estádios ontogenéticos (Begon *et al.* 1996). O tamanho varia de táxon a táxon, de população a população e de indivíduo a indivíduo, sendo que um grande tamanho pode aumentar a habilidade competitiva de um organismo ou diminuir a sua vulnerabilidade à predação e organismos grandes conseguem manter maior constância das funções fisiológicas, em face das variações ambientais (Begon *et al.* 1996). O maior tamanho individual implica não só em maior chance de sobrevivência como também em maior aptidão (produção de propágulos) no indivíduo adulto. O tamanho, entretanto, pode aumentar alguns riscos: uma árvore grande tem maior probabilidade de cair com o vento ou ser atingida por um raio; grandes organismos necessitam de mais energia para a sobrevivência, crescimento e reprodução e podem, então, ser mais susceptíveis à escassez de recursos (Begon *et al.* 1996).

A existência de um controle genético das propriedades, características e duração de cada estágio ontogenético e de sua seqüência no tempo indica que sua expressão fenotípica é o resultado de ações seletivas durante um tempo evolutivo. A ocorrência de mudanças, geralmente discretas, entre diferentes estádios ontogenéticos faz supor que as pressões seletivas sejam diferentes em cada estágio. Inversamente, a ocorrência de diferentes fenótipos em diferentes estádios indica que cada um deles apresenta vantagens adaptativas mais ou menos específicas na superação de diferentes limitações impostas pelo ambiente, durante o desenvolvimento ontogenético (Lawson & Poethig 1995). Indivíduos de diferentes estádios ontogenéticos

geralmente não têm propriedades ecológicas similares e, assim, podem explorar recursos e sofrer a ação de fatores de modos diferentes (Gatsuk *et al.* 1980).

O objetivo do trabalho foi identificar e descrever os estádios ontogenéticos de *Syagrus romanzoffiana* (o jerivá), tendo como guia a seguinte questão: haveriam características macro-morfológicas e/ou de tamanho que poderiam ser utilizadas, na prática, para reconhecer os estádios ontogenéticos? Os resultados serão discutidos em relação ao significado adaptativo das características de cada estágio para a espécie e, eventualmente, também em relação à história de vida da população.

Material e Métodos

A Reserva Municipal de Santa Genebra (22°48'34"-50'13"S e 47°06'15"-07'33"W) localiza-se no distrito de Barão Geraldo, município de Campinas, estado de São Paulo, e tem cerca de 250 ha, em que predominam a floresta mesófila semidecídua, ocorrendo também a floresta paludícola, em 15% da área (Leitão Filho 1995). A temperatura média anual é de 20,3°C (22,7°C no verão e 17,4°C no inverno) e a precipitação média anual é de 1409,5 mm, sendo que o período mais chuvoso abrange a primavera e o verão (Mello *et al.* 1994). O relevo regional é predominantemente suave ondulado a ondulado com colinas suavizadas de declives inferiores a 7% (Oliveira *et al.* 1979). Na Reserva, as altitudes variam de cerca de 585 a 616 m (São Paulo 1981) e o relevo é predominantemente plano a suave ondulado. Na área paludosa, o relevo é ondulado, com declividade variando de 6 a 9% (Jener F. L. Moraes³, comunicação pessoal). O solo da floresta paludícola, de acordo com o sistema brasileiro de classificação de solos (EMBRAPA 1999) é Gleissolo Háptico eutrófico, textura média a argilosa (Unithal⁴/Hélio do Prado³, comunicação pessoal). Na floresta paludícola da Reserva, ocorrem três espécies de palmeiras, *Geonoma brevispatha* Barb.Rodr., guaricanga-do-brejo; *Euterpe edulis* Mart., juçara; e

³ Pesquisador Científico, Centro de Solos e Recursos Agroambientais, Instituto Agronômico.

⁴ Laboratório Agroquímico, Campinas, SP.

Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman, jerivá. O jerivá é a única palmeira emergente, sobressaindo além da copa das árvores do dossel, a cerca de 20 a 25 m de altura. Apresenta elevado valor de importância fitossociológica (Toniato et al. 1998) e produz frutos de importância para a dieta de frugívoros locais, como *Sciurus ingrami*, caxinguelê (Paschoal & Galetti 1992, Galetti 1995).

No presente estudo, foram usadas as mesmas parcelas de Silva (1991), que delimitou uma área através de dois eixos ortogonais de 100 x 100 m, na região da nascente do Córrego do Quilombo, na qual 100 parcelas de 5 x 5 m foram localizadas através de sorteio de pares de números aleatórios. Observações preliminares no campo permitiram distinguir dois tipos de plantas com eofilos inteiros, que apresentavam diferença evidente, mesmo sem a medição da largura dos eofilos. As plantas com pelo menos uma folha larga, dentre as duas folhas mais novas, foram classificadas como plantas com eofilos largos (largura maior que 2 cm). Nas 100 sub-parcelas de 2 x 2 m, todos os indivíduos de todos os tamanhos foram amostrados. No restante da área de cada parcela de 5 x 5 m, apenas indivíduos com estipe foram amostrados em 1993, mas apenas as plantas com eofilos estreitos não foram amostradas em 1994. O período de estudo foi de março a outubro de 1993 e de abril a novembro de 1994. Cada planta presente nas parcelas e sub-parcelas foi medida com um intervalo de 400 ± 3 dias entre a primeira e a última observação.

Para a caracterização dos estádios, seguiram-se as recomendações de Gatsuk *et al.* (1980). Foram usados aspectos macromorfológicos externos de cada planta, como: a) número de folhas vivas; b) partição do limbo foliar, podendo ser inteiro, pinatissecto ou transicional (parte distal pinatissecta e parte proximal inteira, em diferentes proporções); c) comprimento da raque das duas folhas mais novas de plantas até 3 m de altura (medido com fita métrica); d) presença ou ausência de estipe aéreo; e) presença ou ausência de raízes caulígenas aéreas, raízes adventícias na base do estipe (Font-Quer 1985). Também foram usadas certas propriedades, como número de folhas produzidas no período de estudo e produção ou não de flores e frutos. Para estimar a produção

de folhas durante o período de observação, a folha mais nova de cada planta foi marcada, com uma fita colorida, em 1993 e o número de folhas posteriores à folha marcada foi contado em 1994. A folha mais nova foi considerada como aquela em que a lâmina estava distendida em ao menos 25%. A terminologia para os tipos foliares seguiu Tomlinson (1960b), segundo o qual, eofilo refere-se às primeiras folhas pós-cotiledonares com lâmina expandida, podendo ser inteiro, bifido ou segmentado. Depois que um ou mais eofilos (do mesmo formato que o primeiro) seriam produzidos uma longa série de folhas segmentadas, transicionais (metafilos), cada vez mais complexas, atingindo o tipo de folha característico das plantas adultas (nomofilo). Este processo pode ser classificado em seis tipos básicos, relacionados à posição filogenética da espécie. Para caracterizar o estágio de plântula e determinar sua dependência das reservas da semente, foram desenterradas, fora das parcelas, plantas de diferentes tamanhos, sendo 10 com eofilos inteiros estreitos e 10 com eofilos largos.

O tamanho de cada planta foi estimado através das seguintes variáveis: 1) diâmetro basal medido ao nível do solo (se houvesse estipe com raízes caulígenas, também era medido o diâmetro do estipe logo acima delas); 2) altura da planta, medida verticalmente do solo até a altura máxima da copa; 3) comprimento do estipe, medido do solo até o ponto de inserção da bainha da folha mais velha. Diâmetros até 15 cm foram medidos com um paquímetro e perímetros de estipes maiores com fita métrica. Medidas, até 4 m, do comprimento do estipe ou da altura vertical foram tomadas com fita métrica. Comprimentos e alturas maiores foram medidas com uma escala de 10 m (divisões de 0,25 m). Médias, desvios padrões e coeficientes de variação foram calculados de acordo com os procedimentos usuais (Sokal & Rohlf 1979).

Resultados

Os caracteres macromorfológicos mais conspícuos observados durante o estudo permitiram distinguir seis categorias de plantas na população. Essas categorias foram

consideradas como indicadoras de diferentes períodos, estádios e fases ontogenéticos. O período latente é representado pelo estádio de semente (figura 1), que não foi caracterizado no presente estudo. No período virgem reconheceram-se os estádios e fases de plântula (figuras 2-4), juvenil fase 1 (figura 5), juvenil fase 2 (figuras 6-7), imaturo (figuras 8-9) e virgem (figura 10). A metodologia empregada não possibilitou distinguir diferentes estádios no período reprodutivo (figura 11), nem identificar um período pós-reprodutivo na população estudada. Cada período, estádios ou fase reconhecida apresentou características macromorfológicas facilmente distinguíveis no campo (Tabela 1).

No presente estudo, as plântulas só foram reconhecidas no campo a partir da emissão do primeiro eofilo (figura 3). As plântulas menores encontravam-se ligadas aos restos do fruto e semente (figura 3). Essa ligação estava ausente nas plântulas maiores (figura 4) e nos indivíduos de folha inteira larga, estádio juvenil fase 1 (figura 5). Como o cotilédono é sempre subterrâneo, não foi possível verificar, sistematicamente, quando a planta deixa de usar as reservas da semente e assume total autonomia nutricional, ou seja quando deixa de ser plântula, no conceito de Gatsuk et al. (1980). Assim, foram consideradas plântulas todos os indivíduos com folha inteira < 2 cm de largura. A partir do momento em que a planta emite folhas inteiras com largura maior ou igual a 2 cm passa a constituir o estádio juvenil fase 1 (figura 5).

Em *Syagrus romanzoffiana*, o primeiro eofilo (figura 3) é inteiro e os nomofilos (figuras 7 e 9) são irregularmente pinatissectos, isto é, o segmento terminal confunde-se com a raque. O processo de segmentação da folha ocorre no estádio juvenil, na fase 2, e inicia-se pelo ápice, podendo ser a porção basal da lâmina foliar inteira e a porção apical segmentada (figura 6). Nas folhas produzidas subseqüentemente, toda a lâmina passa a apresentar-se dividida (figuras 7 e 9). Considera-se que a folha assume sua forma final (nomofilo) quando os segmentos foliares apresentam-se aproximadamente da mesma largura entre si (figuras 7 e 9). A partir daí, tendem a ocorrer modificações apenas no tamanho, que aumenta progressivamente, através do aumento da largura dos segmentos e do número de segmentos. Este tipo de ontogenia foliar caracteriza-se

como sendo do tipo 5 de Tomlinson (1960b), pois não é possível descrever as folhas como paripinadas ou imparipinadas.

O estágio imaturo (figuras 8-9) é caracterizado pelo estipe, que torna-se observável, com a morte das folhas velhas e desprendimento das bainhas foliares. O estágio virgem caracteriza-se pela presença de raízes caulígenas (figura 10). O período reprodutivo caracteriza-se pela presença, periódica, de estruturas reprodutivas, que culminam com a produção dos frutos e sementes (figura 11).

Variações de tamanho, freqüentemente menos conspícuas que variações macromorfológicas, também corroboraram a classificação adotada para os estádios (figura 12). Para a caracterização do tamanho e sua variação em cada estágio, foram consideradas apenas as medidas tomadas em 1994, pois ocorreram muito poucas mudanças de estágio entre os indivíduos analisados. Foram analisados 766 indivíduos vivos de jervá, possibilitando distinguir três grupos de plantas, com base nas relações de diâmetro basal e altura. O primeiro grupo, com diâmetros até 7 cm e alturas até 3 m, incluiu os indivíduos sem estipe acima do solo ou este coberto por bainhas foliares, de folhas inteiras ou pinatisssectas, ou seja plântulas e juvenis. O segundo grupo, com diâmetros maiores que 7 cm (até 18 cm) e alturas maiores que 3 m (até 6 m), incluiu os indivíduos imaturos, em que o desprendimento natural das bainhas foliares evidenciava o estipe acima do solo, sem raízes caulígenas aéreas. O terceiro grupo, com diâmetros e alturas maiores, incluiu os indivíduos com raízes caulígenas na base do estipe, ainda não reprodutivos (vírgens) ou já reprodutivos. No terceiro grupo, os indivíduos menores corresponderam aqueles que não se reproduziram no período, enquanto os indivíduos maiores se reproduziram. No entanto, ocorreu sobreposição de diâmetros e alturas entre esses indivíduos, não sendo possível distinguir apenas através do tamanho os que se reproduziram dos que não se reproduziram.

Apesar de existir sobreposição de tamanho entre os estádios, como por exemplo, em relação à altura e diâmetro basal (figura 12), o tamanho dos indivíduos aumentou continuamente durante o desenvolvimento ontogenético do jervá (Tabelas 2-5). As médias da altura vertical

(Tabela 2) e do comprimento do estipe (Tabela 3) diferiram entre todos os estádios ontogenéticos. Apenas virgens e reprodutivos mostraram diâmetro basal médio sem diferença estatisticamente significativa e não houve sobreposição de tamanhos, em relação à altura e diâmetro basal, apenas entre juvenil fase 2 e imaturo (Tabela 2). O número médio de folhas/indivíduo só não diferiu entre as fases 1 e 2 do estágio juvenil, enquanto a taxa de produção de folhas (folhas produzidas/indivíduos) foi muito variável entre os estádios, diminuindo em juvenil 2, mas voltando a aumentar em virgens e reprodutivos (Tabela 4). O comprimento médio das folhas foi diferente entre todos os estádios analisados (plântula, juvenil 1 e 2 – tabela 5).

Discussão

Nas plântulas do jerivá, o cotilédone nunca se expande como uma lâmina verde e fotossintetizante e sempre fica parcialmente ou completamente subterrâneo. Esse tipo de germinação é chamado hipogeal (Tomlinson 1960a, b, Moore & Uhl 1973), porque o cotilédone não se eleva acima do nível do solo. Esse é o tipo de germinação que caracteriza as palmeiras, exceto *Nypa fruticans* van Wurmb., que apresenta viviparidade (Tomlinson 1971, Moore & Uhl 1973). Conforme a germinação do jerivá progride, a plântula afasta-se do fruto, devido ao alongamento do pecíolo e, principalmente, da bainha foliar do cotilédone. Esse tipo de germinação é chamado remotivo ou remoto (Tomlinson 1960a, b, Moore 1961, Moore & Uhl 1973). Há muitas diferenças na germinação entre as palmeiras, devidas às particularidades do embrião (Gatin 1906 *apud* Tomlinson 1960a), ou à adaptação a tipos particulares de ambiente, ou mesmo decorrentes da filogenia do grupo taxonômico a que pertence a palmeira. Em algumas palmeiras da Tribo Cocoeae (Uhl & Dransfield 1987), como *Attalea* spp (Henderson *et al.* 1995), *Astrocaryum sciophilum* (Sist 1989) e *Syagrus* sp da Amazônia (Castro-dos-Santos 1981 *apud* Sist 1989), a germinação remotiva é inicialmente geotrópica positiva, fixando a plântula a 40-50 cm de profundidade no solo. Esse tipo de desenvolvimento propicia às plantas condições de sobrevivência em áreas afetadas por fogo ou outros distúrbios (Henderson *et al.* 1995). A

germinação remota ou remotiva pode ter significado adaptativo para palmeiras com distribuição em áreas sujeitas à seca (Tomlinson 1960a). A maioria das espécies de *Syagrus* ocorre em regiões relativamente secas ou áridas (Glassman 1987, Henderson *et al.* 1995), entretanto *S. romanzoffiana*, o jervá, ocorre predominantemente em áreas de solo mais úmido (Lorenzi 1992, Bernacci *et al.* 1998). A germinação remota no jervá pode ter caráter adaptativo, possibilitado uma boa fixação da planta, o que é particularmente importante em áreas paludosas, como a estudada, ou periodicamente alagadas, como nas margens dos rios. Nestes locais, o solo é instável, pelo menos em parte do ano, o que provoca inclusive a queda de árvores com o despreendimento e elevação das raízes do solo, com certa freqüência. O solo instável e a força exercida pela corrente de água dificultam a fixação principalmente das plântulas, que têm tamanho reduzido. A germinação remotiva do jervá deve contribuir para a sua sobrevivência em áreas paludosas e margens de rios. Embora a bainha e o pecíolo cotiledonares do jervá tenham apenas cerca de 5 cm, a germinação remotiva pode propiciar ainda uma resistência à dessecação, o que pode garantir a sobrevivência das plântulas em áreas mais secas. A característica de generalista, podem ocorrer em diferentes ambientes, é indicativo da capacidade de *Syagrus romanzoffiana* desenvolver-se em diversas condições de cultivo. A possibilidade de sobrevivência nas margens dos rios amplia as possibilidades de dispersão, contribuindo para explicar a sua ocorrência numa ampla área geográfica.

O estágio plântula caracteriza-se por apresentar estruturas embrionárias e nutrição dependente da semente (Gatsuk *et al.* 1980). Como não foi possível estabelecer claramente o limite de tamanho decorrido até a total autonomia da planta em relação à semente, todas as plantas de jervá com folhas inteiras estreitas foram incluídas no estágio de plântula, aqui caracterizado pelo ganho paulatino de autonomia trófica. De acordo com Fenner (1987), apesar da independência da semente ser a melhor alternativa para indicar o limite do estágio plântula, isto não é prático para ser utilizado pelos ecólogos e em vista das diferenças morfológicas existentes entre plântulas de diferentes espécies, é importante apresentar a definição ou os limites do que é

plântula em cada estudo. Observações em casa de vegetação indicaram que a estrutura de ligação entre a plântula e a semente deteriora-se por ocasião da produção do segundo eofilo, assim a partir da produção do segundo eofilo a planta passa a ser independente da semente, naquelas condições.

Nossos dados indicam que o estágio plântula é longo no jerivá, podendo durar mais que os 400 dias (período de coleta de dados no campo), o que indica que a plântula tem capacidade de sobreviver às condições de baixa iluminação existentes no sub-bosque. Em *Rhapidophyllum hystrix* (Pursh) H.A.Wendl. & Drude, o estágio plântula (folhas inteiras) durou cerca de três anos e meio em casa de vegetação (Clancy & Sullivan 1988), confirmando que, em geral, o desenvolvimento das palmeiras é lento (Lorenzi 1992).

Nas palmeiras, as primeiras folhas pós-cotiledonares, os coleoptiles, não têm lâmina verde e fotossintetizante, possuindo apenas a bainha, que tem função protetora. O ápice destas bainhas foliares é afilado e rígido, sendo muito eficiente em perfurar o solo. As folhas subseqüentes, eofilos, inicialmente envoltas por estas bainhas, expandem suas lâminas acima da superfície do solo, sendo inteiro ou bífido na maioria das palmeiras (Tomlinson 1960a). O jerivá, tal como todas as espécies de *Syagrus* apresentam eofilos inteiros, metafilos irregularmente segmentados (segmentados no ápice e inteiros na porção basal) e nomofilos pinatissectos (Tomlinson 1960b). As palmeiras que apresentam o primeiro eofilo inteiro são consideradas primitivas, entretanto, a ocorrência de nomofilos irregularmente pinadas é relativamente evoluída dentro deste grupo mais primitivo, de acordo com Tomlinson (1960b), então o jerivá representaria uma situação mais evoluída dentro dos grupos mais primitivos de palmeiras. Além da filogenia, o processo de desenvolvimento foliar depende de outros fatores e parece estar intimamente relacionado às condições ambientais. De acordo com o princípio do desenho ótimo (Rosen 1967 *apud* Parkhurst & Loucks 1972), organismos com forma e função otimizadas em relação a um ambiente particular têm crescimento e reprodução favorecidos devido à seleção natural, ou seja, para crescer e atingir a etapa reprodutiva os organismos podem apresentar conformações que adaptam-se ao seu

ambiente. Granville (1978 *apud* Kahn 1986) considerou a fase de elaboração das folhas, desde sua forma inicial (eofilo) observada nas plântulas, até a forma final (nomofilo), observada em estádios subseqüentes, como a primeira fase do crescimento das palmeiras arborescentes, em que necessitariam de níveis progressivamente maiores de luz. No jerivá, essa primeira fase de crescimento vai do estágio plântula ao juvenil fase 2 e também observamos que as condições de luminosidade eram importantes para seu desenvolvimento.

No estágio juvenil fase 1, o jerivá representa uma situação em que é independente das reservas da semente, conseguindo autonomia nutricional exclusivamente da atividade fotossintética. Apenas os indivíduos que atingem esta condição têm possibilidade de sobreviver e eventualmente continuar o seu desenvolvimento na floresta. A produção de folhas maiores representa um custo metabólico mais alto para a planta (Parkhurst & Loucks 1972, Chazdon 1986) e o desenvolvimento do sistema foliar fotossintético do jerivá deve ocorrer apenas em ambientes em que a luz seja suficiente para compensar os custos de sua produção. Observamos que, quando parte de uma outra planta crescia acima de um juvenil (fase 1 ou 2) de jerivá, sombreando-o, este indivíduo podia sofrer uma regressão, passando a produzir folhas inteiras largas em vez de pinatisssectas, ou inteiras estreitas em vez de inteiras largas. Assim, embora não tenhamos efetuado medições de luz e correlações com transições, esperamos que, em locais onde a luz é insuficiente, as plantas continuem a produzir folhas estreitas, o que pode contribuir para a longa duração do estágio classificado como plântula. Se quantidade de luz continuar insuficiente esperamos que as plantas nesta condição não passem ao estágio juvenil e venham a morrer dentro de mais algum tempo. Esperamos também, que em locais bem iluminados, a transição de plântulas para juvenil seja mais rápida que em locais menos iluminados. O aumento da área fotossintetizante através da produção de folhas inteiras largas possibilitaria seu crescimento e a produção de folhas pinatisssectas.

No jerivá, a aquisição da forma definitiva da folha (nomofilo) é o principal evento que caracteriza o estágio juvenil. As folhas tornam-se progressivamente maiores, ao longo da

ontogenia e mais elaboradas, passando de planas a uma conformação tridimensional, com segmentos arranjados em diferentes planos, em juvenil fase 2. Nesta transformação ocorre a produção de folhas transicionais, parcialmente inteiras e parcialmente segmentadas. Assim, o estágio juvenil representa uma condição intermediária, em que características da plântula são paulatinamente perdidas, mas a planta ainda não tem características dos indivíduos maduros, concordando com Gatsuk *et al.* (1980). Apesar do número de folhas produzidas diminuir em juvenil 2 (diferença significativa), o número de folhas por indivíduos não diminui significativamente, indicando que as folhas mais elaboradas sobrevivem por um tempo maior em juvenil 2 do que nos estádios anteriores. Além da alteração da forma da folha, o número médio de folhas por planta foi maior no estágio juvenil que em plântula. Silva (1991) também associou o estágio juvenil de *Euterpe edulis* aos indivíduos ainda sem estipe aéreo e com pelo menos uma folha pinatissecta, além de três digitadas. O mesmo foi feito em *Welfia georgii*, *Socratea durissima* e *Iriartea gigantea* (Vandermeer *et al.* 1974, Vandermeer 1990), em que foram considerados juvenis os indivíduos ainda sem estipe aéreo e que passavam a apresentar folha pinatissecta.

Nas plântulas, nos juvenis e imaturos pequenos, quando o jerivá ainda tem poucas folhas, podem ocorrer grandes diferenças de altura, em um curto período de tempo, dependendo do estágio de desenvolvimento da folha. A folha desenvolve-se levemente inclinada, quase na vertical e a altura da planta (do solo até o ponto mais elevado das folhas) vai aumentando com o desenvolvimento da folha. Depois que a folha se distende totalmente, ela se inclina e a altura total da planta diminui, até que, pela produção de uma nova folha, a altura da planta pode tomar a aumentar. Nos imaturos grandes, virgens e reprodutivos, quando os indivíduos estão mais expostos à luz, as folhas novas normalmente apresentam uma inclinação maior e não superam a altura das outras folhas. Alterações na posição da folha foram também observadas em outras espécies de palmeiras. Chazdon (1986) observou que, em *Geonoma cuneata* Wendl. ex Spruce e *Asterogyne martiana* Wendl. ex Burret, (espécies de palmeiras do sub-bosque), a posição da folha muda de quase vertical, durante a expansão, para horizontal, quando expandida. A disposição

Data da Defesa: 05 de Dezembro de 2001

Banca Examinadora

Dra. Dalva Maria Silva Matos

Dalva Maria da Silva Matos

Dr. Fernando Roberto Martins (Orientador)

Fernando R. Martins

Dr. John Du Vall Hay

J. D. Vall Hay

Dr. Luiz Antonio Ferraz Matthes

Luiz Antonio Ferraz Matthes

Dra. Marilene Leão Alves Bovi

Dra. Sandra Maria Carmello Guerreiro

Dra. Tereza Cristina Souza Sposito

Tereza Cristina Souza Sposito

2015992

À Marta, à Amanda e ao Samuel, que está chegando.

horizontal maximiza a interceptação de luz de cada folha individualmente e da copa como um todo (Chazdon 1986). Ou seja, quando a planta é jovem, a altura pode não ser uma indicação do seu desenvolvimento, devido à alteração da orientação das folhas. Esta característica do encurvamento da folha deve existir em outras palmeiras, tal como na juçara, para a qual foi recomendado medir-se, para as plantas em estipe exposto, a altura do solo até o ponto de separação entre as folhas distendidas e a em distensão (folha flecha – Reis et al. 1996). Esta saída não é possível para o jerivá, por ter as bainhas muito curtas, sendo difícil observar diferenças de tamanho entre as plantas considerando este parâmetro, o que o torna menos indicado do que a medida da altura total das plantas (observação pessoal).

A fase de elaboração do estipe foi considerada por Granville (1978 *apud* Kahn 1986) como a segunda fase de crescimento das palmeiras arborescentes, quando é necessária maior intensidade luminosa, o que ocorreria somente quando a palmeira alcançasse a luz solar direta, tal como em clareiras. Ghose & Johri (1990) relataram diversas alterações do estipe de diferentes espécies de palmeiras, na transição de indivíduos juvenis para adultos. De acordo com Gatsuk *et al.* (1980), o estágio imaturo apresenta características transicionais entre plantas juvenis e maduras. No jerivá, o desenvolvimento do estipe foi considerado como característico do estágio imaturo. Apesar de ser nos estádios seguintes que ocorre o maior crescimento em altura do jerivá, é no estágio imaturo que o estipe fica visível. Silva (1991) também reconheceu o aparecimento do estipe aéreo como característica do estágio imaturo de *Euterpe edulis*. Da mesma forma fizeram Vandermeer *et al.* (1974) e Vandermeer (1990) para *Welfia georgii*, *Socratea durissima* e *Iriartea gigantea*. A ocorrência da mesma seqüência de eventos nessas diferentes espécies de palmeiras arborescentes fortalece a interpretação, apresentada por Granville (1978 *apud* Kahn 1986), sobre o desenvolvimento de palmeiras arborescentes. Também corrobora a hipótese de que cada estágio apresenta diferentes vantagens adaptativas sob diferentes circunstâncias.

Os indivíduos do estágio virgem caracterizam-se por apresentar traços típicos das plantas adultas, mas ainda não apresentam capacidade de reprodução sexuada (Gatsuk *et al.* 1980). Os

virgens de jerivá distinguem-se dos imaturos por terem altura e diâmetros maiores e por apresentarem raízes caulígenas. As raízes caulígenas podem estar associadas ao aumento de absorção de nutrientes e da capacidade de fixação mecânica da planta, além de aumentarem o espaço ocupado pela planta e pela população ao nível do solo. Na floresta paludícola estudada, é relativamente freqüente a queda de árvores de várias espécies por desenraizamento, evento não observado para o jerivá durante o período do estudo. Uma boa fixação da planta no substrato é importante antes da aquisição de estruturas reprodutivas, que normalmente representam alto custo à planta e impõem uma aceleração lateral capaz de desestabilizar mecanicamente a palmeira (Niklas 1992). Raízes caulígenas são pouco freqüentes em jerivás cultivados na arborização da cidade de Campinas, mas são mais freqüentes em jerivás cultivados em outros locais, como no município paulista de Monte Alto, por exemplo. Ambientes com umidade relativa do ar insuficiente podem dificultar o desenvolvimento destas raízes aéreas, em algumas condições de cultivo (Luiz A. F. Matthes⁵, comunicação pessoal). As raízes aéreas, observadas na floresta paludícola, podem ser uma característica resultante da história de vida daquelas palmeiras, ou seja, por se desenvolverem em terreno instável, teria havido pressão para uma melhor fixação das plantas no substrato, favorecendo indivíduos capazes de produzirem raízes caulígenas naquela população. A pequena quantidade de oxigênio disponível em solos saturados hidricamente é outra pressão que poderia favorecer indivíduos capazes de desenvolverem raízes aéreas (Joly 1986). Maior espaço ocupado implica em maior acesso a recursos e sucesso frente a competidores, pressões que também podem favorecer indivíduos com raízes caulígenas aéreas. Reprodutivos e virgens não diferiram significativamente em relação ao diâmetro do estipe, mas diferiram em relação ao diâmetro basal, para o qual existe a contribuição das raízes caulíneas, realçando a importância das raízes caulígenas associada aos eventos reprodutivos.

⁵ Pesquisador Científico, Centro de Horticultura, Instituto Agrônomo.

Progressivamente, o tamanho necessário para passar ao estágio seguinte aumenta durante a ontogenia. Assim, além das características macromorfológicas, as medidas de tamanho podem ser usadas como auxiliares, complementando a distinção de estádios ontogenéticos no jerivá. Apesar de o tamanho auxiliar na distinção de estádios ontogenéticos, acreditamos ser necessário um conhecimento prévio da espécie para definir com segurança os estádios, para que os parâmetros de tamanho tenham relação com a biologia da planta. A utilização do tamanho como caracter distintivo entre os estádios é crítica entre os estádios virgem e reprodutivo, não tendo sido possível distingui-los através do diâmetro do estipe, mesmo utilizando-se a média. É necessário mencionar que alguns indivíduos reproduziram-se em um ano e não no seguinte ou vice-versa. Entre estes sete indivíduos que deixaram de se reproduzir em todos os anos (considerados, entretanto, no estágio reprodutivo) apenas dois tinham altura menor que a de outros indivíduos reprodutivos ou mesmo que de um indivíduo virgem. Um indivíduo que se reproduziu nos dois anos de observações era menor do que estes sete indivíduos que não se reproduziram em 1993 ou em 1994 e do que alguns indivíduos virgens. Gatsuk *et al.* (1980) não incluíram palmeiras em suas observações, mas seus conceitos podem ser aplicados à caracterização dos estádios ontogenéticos do jerivá. Os estádios ontogenéticos são eventos significativos na biologia do jerivá e não são exclusivamente dependentes da idade e tamanho dos indivíduos.

Agradecimentos- À Fundação José Pedro de Oliveira, administradora da Reserva Municipal de Santa Genebra, pela permissão do acesso à área. À CAPES pelos dois anos de bolsa de estudo, na fase inicial do projeto. Ao IAC pela possibilidade de continuar a realização do estudo.

Referências Bibliográficas

BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C.R. 1996. Ecology: individuals, populations and communities. 3a. ed., Blackwell Sci., 1068p., Oxford.

- BERNACCI, L.C., GOLDENBERG, R. & METZGER, J.P. 1998. Estrutura florística de 15 fragmentos florestais ripários na Bacia do Jacaré-Pepira (SP). *Naturalia* 23: 23-54.
- BONDAR, G. 1964. *Palmeiras do Brasil*. Instituto de Botânica, 159 pp, São Paulo.
- BOVI, M.L.A. 1998. Palmito-jerivá: *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassm. *In* Fahl, J.I., Camargo, M.B.P., Pizzinato, M.A., Betti, J.A. Melo, A.M.T., DeMaria, I.C. & Furlani, A.M.C. (eds.) Instruções agrícolas para as principais culturas econômicas (Boletim 200): 262-263. Instituto Agronômico, Campinas.
- CARVALHO, R.M.; MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. 1999. Leaf ecology of pre-reproductive stages of the palm tree *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). *Annals of Botany* 83: 225-233.
- CHAZDON, R. L. 1986. Physiological and morphological basis of shade tolerance in rain forest understory palms. *Principes* 30(3): 92-99.
- CLANCY, K. E. & SULLIVAN, M. J. 1988. Some observations on seed germination, the seedling, and polyembryony in the needle palm *Rhapidophyllum hystrix*. *Principes* 32(1): 18-25.
- CORRÊA, M. P. 1969. *Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas*, vol. 4. IBDF, 765pp, Rio de Janeiro.
- EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. 1999. *Sistema Brasileiro de Classificação de Solos*. 412pp, Rio de Janeiro.
- FENNER, M. 1987. Seedlings. *New Phytol.* 106 (Suppl.): 35-54.
- FONT-QUER, P. 1985. *Diccionario de Botánica*. Labor, 1244pp, Barcelona.
- GALETTI, M. 1995. Os frugívoros da Santa Genebra. *In* Leitão Filho, H. F. & Morellato, P. C. (orgs.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana*: 66-69. UNICAMP, Campinas.
- 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: 675-96.

- GLASSMAN, S. F. 1987. Revision of the palm genus *Syagrus* Mart. and the other genera in the Cocos Alliance. Illinois Biological Monographs 56: 1-231.
- GHOSE, M. & JOHRI, B. M. 1990. Anatomy of the stems of seedling palms. Proc. Indian Acad. Sci. (Plant Sci.) 100(4): 215-223.
- GRAF, A. B. 1986. Tropica: color cyclopedia of exotic plants and trees. 3a. ed. Roehrs, 1155pp, East Rutherford.
- HENDERSON, A., GALEANO, G. & BERNAL, R. 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University, 353pp, 64est., Princeton.
- INSTITUTO AGRONÔMICO. 1997. Cultivares elite. Instituto Agronômico, 57pp, Campinas.
- JOLY, C. A. 1986. Heterogeneidade ambiental e diversidade de estratégias adaptativas de espécies arbóreas de mata de galeria. Anais do X Congresso da Academia de Ciências do Estado de São Paulo: 19-38.
- KAHN, F. 1986. Life forms of Amazonian palms in relation to forest structure and dynamics. Biotropica 18(3): 214-218.
- LAWSON, E. J. R. & POETHIG, R. S. 1995. Shoot development in plants: time for a change. Trends in Genetics 11(7): 263-268.
- LEITÃO FILHO, H. F. 1995. A vegetação da Reserva de Santa Genebra. In Leitão Filho, H. F. & Morellato, P. C. (orgs.) Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: 19-29. UNICAMP, Campinas.
- LORENZI, H. 1992. Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil. Plantarum, 368pp, Nova Odessa.
- LORENZI, H., SOUZA, H.M.; MEDEIROS-COSTA, J.T.; CERQUEIRA, L.S.C. & BEHR, N. 1996. Palmeiras no Brasil: nativas e exóticas. Plantarum, 350pp., Nova Odessa.
- MANLY, B. F. J. 1990. Stage-structured populations: sampling, analysis and simulation. Chapman & Hall, 187pp, London.

- MELLO, M. H. A., PEDRO JR., M. J. , ORTOLANI, A. A. & ALFONSI, R. R. 1994. Chuva e temperatura: cem anos de observações em Campinas. Boletim Técnico 154. Instituto Agronômico, 48pp, Campinas.
- MOORE JR., H. E. 1961. Botany and classification of palms. Am. Hort. Mag. 40: 17-26.
- MOORE JR., H. E. & UHL, N. W. 1973. The monocotyledons: their evolution and comparative biology - VI - Palms and the origin and evolution of monocotyledons. Quaterly Review of Biology 48: 414-436.
- NIKLAS, K.J. 1992. Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function. University of Chicago, 607pp., Chicago.
- NOBLICK, L. R. 1991. The indigenous palms of the state of Bahia, Brazil. Doctor of Philosophy's Thesis. The University of Illinois, 523pp, Chicago.
- NOBLICK, L. R. 1996. *Syagrus*. The Palm Journal 126: 12-46
- NOGUEIRA, J. B. & MACHADO, R. D. 1950. Glossário de palmeiras oleaginosas e ceríferas. Instituto de Óleos - Ministério da Agricultura, 98pp, Rio de Janeiro.
- OLIVEIRA, J. B., MENK, J.R. F. & ROTTA, C. L. 1979. Levantamento pedológico semi-detalhado dos solos do Estado de São Paulo: quadrícula de Campinas. IBGE, Rio de Janeiro
- PARKHURST, D.F. & LOUCKS, O.L. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. Journal of Ecology 60: 505-537.
- PASCHOAL, M. & GALETTI, M. 1992. Dieta sazonal do esquilo (*Sciurus ingrami*) na Reserva de Santa Genebra, SP. In Joly, C. A., Torres, R. B. & Sazima, I. (org.) Seminário: Mata de Santa Genebra - conservação e pesquisa em uma reserva florestal urbana: 30. Fundação José Pedro de Oliveira, Campinas.
- REIS, A., KAGEYAMA, P.Y., REIS, M.S. & FANTINI, A. 1996. Demografia de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em uma floresta ombrófila densa montana, em Blumenau (SC). Sellowia 45-48: 13-45.

- REIS, M.S. & REIS, A. 2000. *Euterpe edulis* Martius – (palmitheiro): biologia, conservação e manejo. Herbário Barbosa Rodrigues, 335pp, Itajaí.
- SANCHOTENE, M.C.C. 1989. Frutíferas nativas úteis à fauna na arborização urbana. Sagra, 306pp, Porto Alegre.
- SÃO PAULO, ESTADO. 1981. Plano Cartográfico do Estado de São Paulo: Barão Geraldo. Secretaria de Economia e Planejamento. (Mapa).
- SECRETARIA DO MEIO AMBIENTE DO ESTADO DE SÃO PAULO 1994. Resolução SMA 16 de 21-6-94. DOE 104(113): 37.
- SIQUEIRA, J.C. 1989. Considerações sobre a biologia da polinização em palmeira gerivá (*Arecastrum romanzoffianum* – Palmae). Acta Biologica Leopoldensia 11(2): 203-212.
- SILVA, D. M. 1991. Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) em mata mesófila semidecídua no Município de Campinas, SP. Tese de Mestrado, 60pp, IB-UNICAMP, Campinas.
- SILVERTOWN, J.K. & DOUST, J.L. 1993. Introduction to plant biology. Blackwell Sci., Oxford.
- SIST, P. 1989. Demography of *Astrocaryum sciophilum*, an understory palm of French Guiana. Principes 33(3): 142-151.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1979. Biometria - principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. H. Blume, Madrid
- SOUZA, V.C., CORTOPASSI-LAURINO, M., SIMÃO-BIANCHINI, R. PIRANI, J.R., AZOUBEL, M.C., GUIBU, L.S. & GIANNINI, T.C. 1994. Plantas apícolas de São Paulo e arredores. In PIRANI, J.R. & CORTOPASSI-LAURINO, M. (coords.) Flores e abelhas em São Paulo: 43-192. EDUSP, São Paulo.
- TOMLINSON, P. B. 1960a. Essays on the morphology of palms: I - germination and the seedling. Principes 4: 56-61.
- TOMLINSON, P. B. 1960b. Seedling leaves in palms and their morphological significance. J. Arnold Arboretum 41: 414-428.

- TOMLINSON, P. B. 1971. The shoot apex and its dichotomous branching in the *Nypa* palm. *Ann. Botany* 35: 865-879.
- TONIATO, M.T.Z., LEITÃO FILHO, H.F. & RODRIGUES, R.R. 1998. Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. *Revta brasil. Bot.* 21(2): 197-210.
- UHL, N. M. & DRANSFIELD, J. 1987. *Genera palmarum*. Allen, 609 pp., Lawrence.
- VANDERMEER, J. H. 1990. Crecimiento y supervivencia de plántulas de *Welfia georgii* en un bosque pluvial en la costa caribeña de Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 38(1): 7-20.
- VANDERMEER, J. H., STOUT, J. & MILLER, G. 1974. Growth rates of *Welfia georgii*, *Socratea durissima*, and *Iriartea gigantea* under various conditions in a natural rainforest in Costa Rica. *Principes* 18: 148-154.

Tabela 1. Períodos e estádios ontogenéticos pós-germinativos de *Syagrus romanzoffiana* e suas características macro-morfológicas, na floresta paludícola da Reserva Santa Genebra, Campinas, SP. Assiladando-se em **negrito** as características que distinguem o estádio do anterior.

Períodos/ estádios	Largura da lâmina	Forma da lâmina	Estipe aéreo	Raízes caulígenas aéreas	Estruturas reprodutivas
Pré-reprodutivo					
1) plântula	estreita (< 2cm)	inteira	ausente	ausentes	ausentes
2) juvenil fase 1	larga (≥ 2cm)	inteira	ausente	ausentes	ausentes
3) juvenil fase 2	larga (≥ 2cm)	pinatissecta	ausente ou coberto por bainhas foliares	ausentes	ausentes
4) imaturo	larga (≥ 2cm)	pinatissecta	presente e visível	ausentes	ausentes
5) virgem	larga (≥ 2cm)	pinatissecta	presente e visível	presentes	ausentes
Reprodutivo	larga (≥ 2cm)	pinatissecta	presente e visível	presentes	presentes periodicamente

Tabela 2. Diâmetro basal e altura da planta, mínimo (**mín.**), máximo (**máx.**) e médio (**méd.** - diferenças não significativas para letras iguais, teste Tukey, $\alpha= 5\%$), erro padrão (**ep**), coeficiente de variação (**cv**) e número de observações (**n**), em *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, na floresta paludícola da Reserva Santa Genebra, Campinas-SP.

Estádios	diâmetro basal (cm)						altura da planta (m)					
	mín.	máx.	méd.	ep	cv	n	mín.	máx.	méd.	ep	cv	n
Plântula	0,06	0,46	0,15 ^a	3x10 ⁻³	35,91	307	0,01	0,68	0,14 ^a	0,07	49,29	307
Juvenil 1	0,07	1,55	0,48 ^b	0,02	54,86	245	0,03	1,23	0,37 ^b	0,01	60,88	245
Juvenil 2	0,14	6,59	1,24 ^c	0,08	81,49	160	0,05	2,60	0,75 ^c	0,03	57,98	160
Imaturo	7,08	17,83	12,03 ^d	0,80	24,88	14	2,65	6,00	4,86 ^d	0,28	21,68	14
Virgem	24,83	36,92	30,68 ^e	1,49	13,73	8	6,00	10,00	7,73 ^e	0,50	18,37	8
Reprodutivo	24,51	64,30	46,36 ^f	1,68	20,51	32	8,00	20,00	13,45 ^f	0,42	17,52	32

Tabela 3. Diâmetro e comprimento do estipe, mínimo (mín.), máximo (máx.) e médio (méd. - diferenças não significativas para letras iguais, teste Tukey, $\alpha=5\%$), erro padrão (ep), coeficiente de variação (cv) e número de observações (n), em *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, na floresta paludícola da Reserva Santa Genebra, Campinas-SP.

Estádios	diâmetro do estipe (cm)						comprimento do estipe (m)					
	mín.	máx.	méd.	ep	cv	n	mín.	máx.	méd.	ep	cv	n
Imaturo	7,08	17,83	12,03 ^a	0,80	24,88	14	0,11	2,50	1,42 ^a	0,17	47,07	14
Virgem	14,64	22,92	18,64 ^b	0,96	14,55	8	3,60	7,50	5,86 ^b	0,52	25,34	8
Reprodutivo	13,05	28,01	19,41 ^b	0,61	17,72	32	6,00	18,00	11,22 ^c	0,45	22,66	32

Tabela 4. Número de folhas e de folhas produzidas, mínimo (mín.), máximo (máx.) e médio (méd. - diferenças não significativas para letras iguais, teste Tukey, $\alpha=5\%$), erro padrão (ep), coeficiente de variação (cv) e número de observações (n), em *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, na floresta paludícola da Reserva Santa Genebra, Campinas-SP.

Estádios	folhas/indivíduo						folhas produzidas/indivíduo*					
	mín.	máx.	méd.	ep	cv	n	mín.	máx.	méd.	ep	cv	n
Plântula	1	5	1,77 ^a	0,04	42,63	307	0	4	1,42 ^a	0,04	48,36	307
Juvenil 1	1	5	2,64 ^b	0,05	32,77	245	0	4	1,51 ^{ab}	0,06	47,03	148
Juvenil 2	1	4	2,48 ^b	0,06	29,54	160	0	2	0,38 ^c	0,06	187,97	160
Imaturo	1	8	4,29 ^c	0,49	42,69	14	0	3	0,86 ^{abc}	0,28	123,60	14
Virgem	5	11	7,75 ^d	0,70	25,60	8	0	9	1,63 ^{ab}	1,09	189,52	8
Reprodutivo	6	19	11,63 ^e	0,56	27,35	32	0	7	1,55 ^{ab}	0,40	144,73	31

*em 400 dias

Tabela 5. Comprimento da folha, mínimo (mín.), máximo (máx.) e médio (méd. - diferenças não significativas para letras iguais, teste Tukey, $\alpha=5\%$), erro padrão (ep), coeficiente de variação (cv) e número de observações (n), em *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, na floresta paludícola da Reserva Santa Genebra, Campinas-SP.

Estádios	Comprimento da folha (cm)					
	mín.	máx.	méd.	ep	cv	n
Plântula	1,0	47,0	18,32 ^a	0,42	43,94	362
Juvenil 1	9,5	150,0	53,89 ^b	1,24	45,06	383
Juvenil 2	7,5	241,0	91,76 ^c	2,73	47,17	251

Figuras 1-11. Estádios ontogenéticos de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, na floresta paludícola da Reserva de Santa Genebra, Campinas, SP. **Fruto:** 1. endocarpo em corte longitudinal, evidenciando a semente. **Plântulas:** 2. emissão do coleoptile (bainha de proteção); 3. emissão do primeiro eofilo; 4. desligamento da semente e desenvolvimento de raízes. **Juvenil, fase 1:** 5. os eofilos mais novos tomam-se largos (≥ 2 cm). **Juvenil, fase 2:** 6. as folhas mais novas tomam-se semipinactessetas (metafilo); 7. as folhas mais novas tomam-se pinatisssectas (nomofilo). **Imaturo:** 8. as bainhas basais caem e deixam o estipe visível; 9. novos entrenós são produzidos e o estipe se alonga. **Virgem:** 10. aparecem as raízes caulígenas; **Reprodutivo:** 11. são produzidas as estruturas reprodutivas, que culminam no fruto. a semente; b poro germinativo; c gibosidade do endocarpo; d pecíolo e bainha cotiledonares; e coleoptile; f raiz; g coifa; h eofilo; i bainha foliar; j eofilo largo (≥ 2 cm); k metafilo; l nomofilo; m região em que não é possível distinguir nós e entrenós; n entrenó; o raízes caulígenas; p nó (cicatriz foliar); q cálice persistente no fruto.

Figura 12. a) Diagrama de dispersão do diâmetro basal e altura de 766 plantas de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, na área de floresta paludícola da Reserva Santa Genebra, Campinas, SP; b) detalhe da figura a evidenciando plântula e juvenil 1. - plântula; Δ juvenil 1; + juvenil 2; $\diamond$ imaturo; * virgem; o reprodutivo

CAPÍTULO 2: Relações entre altura e diâmetro na ontogênese de indivíduos em uma população nativa de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae).

LUÍS C. BERNACCI ⁶, FERNANDO R. MARTINS ⁷ & FLAVIO A. M. SANTOS ⁷

título resumido: Relações alométricas em *Syagrus romanzoffiana*.

⁶ Curso de pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Estadual de Campinas, nível doutorado.
Endereço atual: Centro de Recursos Genéticos Vegetais e Jardim Botânico, Instituto Agrônômico, Caixa Postal 28, 13001-970 Campinas, SP, Brasil. e-mail: <bernacci@barao.iac.br>.

⁷ Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, 13081-970 Campinas, SP, Brasil.

ABSTRACT – Height/diameter relationships during individual ontogeny in a native population of *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). In the swampy forest of the Santa Genebra Municipal Reserve (22°48'34"- 50'13"S e 47°06'15"- 07'33"W), municipality of Campinas, São Paulo state, SE Brazil, the population of jerivá has great phytosociological importance in the community and is an emergent. Measurements of each plant were made in 1993 (560 plants) and 400 ± 3 days later in 1994 (766 plants). The allometric relations between basal diameter (D, in cm) and total height (H, in m) varied among ontogelical stages. Stages with aereal stem (immature, virgin and reproductive) showed a relationship that did not differ significantly from a geometric similarity model ($H = k.D$). The diameter in the plant's initial ontogenetic stages (seedling, juvenile phase 1, juvenile phase 2) results from summing of the petiole cross sections. In these stages, height was greater than predicted by the model, possibly because the plants were protected against winds in the forest understory, and had short height and petiole lifespan. Individuals in the initial ontogenetic stages showed greater allometric variation (lower r^2) than the ones with stem. The most distant individuals from the allometric standard of the ontogenetic stage did not survive 400 ± 3 days after the first observation. The allometric relation was different between individuals that died and those that survived. The values of r^2 were low in general, but increased between successive ontogenetic stages. The relation diameter/height increased during the ontogeny. The stages with aereal stem showed the highest inclination ($b= 1.10$) amongst the palm species so far studied, possibly as a result of *Syagrus romanzoffiana* being an emergent in the vertical profile of the forest.

Key words - allometric relationship, ontogenetic stages, palm, *Syagrus romanzoffiana*, Brazil.

RESUMO - Relações entre a altura e diâmetro na ontogênese de indivíduos em uma população nativa de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). Na floresta paludícola da

Reserva Municipal de Santa Genebra (22°48'34"- 50'13"S e 47°06'15"- 07'33"W), a população de jerivá tem grande importância fitossociológica e apresenta palmeiras emergentes no dossel. Em cada planta, a coleta de dados foi feita em 1993 (560 plantas) e, depois de 400 ± 3 dias, em 1994 (766 plantas). As relações alométricas entre o diâmetro (D) do colo e a altura (H) da planta variaram ao longo da ontogênese. Nos estádios com estipe (imaturo, virgem e reprodutivo), a reta alométrica não diferiu significativamente do modelo de similaridade geométrica ($H = k.D$). Nos demais estádios, a altura foi maior que a prevista pelo modelo, provavelmente porque as plantas tinham pequena altura absoluta, estavam protegidas contra ventos no sub-dossel da floresta, a sustentação era fornecida pelo pecíolo, cujo tempo de vida é relativamente curto, e houve contribuição dos indivíduos mais distantes do padrão alométrico do estádio, que vieram a morrer posteriormente. Indivíduos que morreram no período de estudo tinham relação alométrica diferente dos que sobreviveram. No geral, os valores de r^2 foram baixos e aumentaram entre os estádios consecutivos. A relação diâmetro/altura aumentou durante a ontogênese. O jerivá apresentou a reta alométrica com a maior inclinação ($b = 1,10$) encontrada até hoje para as palmeiras com estipe, possivelmente em decorrência de sua posição de emergente no perfil vertical da floresta.

Introdução

Um dos benefícios potenciais do crescimento em altura realizado por uma planta é o posicionamento dos órgãos reprodutivos, das unidades de dispersão e das folhas, de maneira a otimizar a reprodução e a fotossíntese e a aumentar o sombreamento dos competidores (Givnish 1982). Para crescer em altura, evitando quebras, o caule das plantas precisa ser suficientemente durável, rígido e espesso (Rich *et al.* 1986), mas isso representa um custo adicional, já que os recursos têm que ser destinados a uma função não diretamente ligada à produção fotossintética nem à reprodução (Givnish 1982). Quebras do caule podem ser ocasionadas pela força horizontal do vento e pela gravidade, em decorrência da própria massa da planta e do acúmulo de precipitações atmosféricas, como chuva, granizo ou neve (Dean & Long 1986). Tais forças agem em sinergismo com os patógenos que enfraquecem os tecidos do caule, com a carga de epífitas e trepadeiras, com a assimetria da copa e com a massa assimetricamente distribuída de estruturas de reprodução (Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992).

O aumento da rigidez e dureza dos tecidos possibilita à planta atingir uma altura maior, sem aumentar o diâmetro do caule. Esgotada esta via, há necessidade de alterações nas proporções entre o diâmetro e a altura da planta, para que o crescimento em altura seja viável (Niklas 1993a). Três modelos alométricos têm sido usados para descrever a relação entre a altura (H) e o diâmetro (D) do caule nas plantas. As relações alométricas dos organismos são descritas por funções de potência do tipo $y = ax^b$ (McMahon & Bonner 1986). Através da transformação logarítmica das variáveis ($\log y = \log a + b \log x$), a equação assume a forma linear (Koyama & Hotta 1990). No modelo de similaridade geométrica, estruturas de diferentes tamanhos manteriam as mesmas proporções (Rich *et al.* 1986), sendo um incremento em altura acompanhado de um incremento proporcional em diâmetro, segundo a relação $D \propto H^1$. No modelo de similaridade elástica, a altura variaria na proporção de 2/3 do diâmetro (Greenhill 1881 *apud* McMahon 1973), segundo a relação $D \propto H^{3/2}$ (ou $D \propto H^{1.5}$). McMahon & Bonner (1986) postularam que a margem de

segurança nos troncos arbóreos conformados a esse modelo seria próxima a $\frac{1}{4}$ da altura crítica de quebra de um cilindro de diâmetro igual e uniforme. No modelo de tensão constante, o tamanho do caule, em qualquer ponto da sua extensão, variaria de modo a equalizar a força de dobramento, de acordo com a relação $D \propto H^2$ (Dean & Long 1986). Cada um desses modelos implica, respectivamente, em incrementos cada vez maiores no diâmetro do caule em relação a um mesmo incremento em altura.

Nas palmeiras, geralmente o caule se conforma ao modelo de similaridade geométrica (Niklas 1993a). O caule das palmeiras pode ter a dureza e a rigidez aumentadas durante a ontogênese (Rich 1987) e, por isso, suas propriedades mecânicas podem ser similares às de algumas madeiras nobres de dicotiledôneas (Rich 1987). Não tendo câmbio vascular como as dicotiledôneas, o caule de muitas espécies de palmeiras só cresce em altura após atingir um certo diâmetro através do aumento dos tecidos de sustentação (Hallé *et al.* 1978), mas seu grau de engrossamento varia muito entre as espécies (Schoute 1912 *apud* Rich *et al.* 1986). Como extremos, *Socratea durissima* H.Wendl. ex Burret apresenta o máximo ($b = 0,63$) aumento proporcional do diâmetro do caule e *Welfia georgii* (Oerst.) H.Wendl., o mínimo ($b = 0,14$) (Schatz *et al.* 1985, Rich *et al.* 1986). A forma do tronco de árvores dicotiledôneas e coníferas, com crescimento secundário, geralmente, se ajusta ao modelo de similaridade elástica ou de tensão constante (Dean & Long 1986, Rich *et al.* 1986).

Se as propriedades mecânicas do caule fossem constantes entre as diferentes espécies e durante a ontogênese, para evitar quebra durante o crescimento em altura seria necessário não só que o diâmetro do caule aumentasse, mas também que o valor da relação diâmetro/altura também aumentasse (Niklas 1993b). Entretanto, a relação entre modelos alométricos e ontogênese nas plantas é pouco conhecida. McMahon & Kronauer (1976) encontraram um único modelo alométrico (modelo elástico) entre indivíduos de tamanhos diferentes de uma espécie (*Quercus alba* - Pinaceae), bem como entre as ramificações de diferentes tamanhos desta e de outras quatro espécies, e sugeriram que a forma do caule seria determinada geneticamente. Outras

espécies apresentaram modelos alométricos diferentes durante a ontogênese, mas os resultados indicaram ora aumento ora diminuição da proporção do diâmetro em relação à altura. Dean & Long (1986) observaram que, para *Pinus contorta* var. *latifolia* (Pinaceae), o modelo de tensão constante ($D = k.H^2$) foi o mais adequado para a relação entre diâmetro e altura em plântulas e adultos, mas o modelo de similaridade elástica ($D = k.H^{1.5}$) foi o mais adequado para indivíduos velhos, indicando aumentos menores do diâmetro do caule durante a ontogênese. Por outro lado, Niklas (1995) observou que, durante a ontogênese de *Robinia pseudoacacia* (Leguminosae), o diâmetro do caule aumentou em relação ao aumento da altura.

As relações entre o diâmetro e a altura parecem ser controladas por outros fatores, além da altura que as plantas atingem. Indivíduos de *Liquidambar styraciflua* (Hamamelidaceae) sombreados e protegidos do vento apresentaram menor relação diâmetro/altura que plantas não abrigadas (Holbrook & Putz 1989). Nos estratos inferiores da floresta, a planta está abrigada contra ventos, mas, ao atingir o estrato superior, fica exposta. A ação dos ventos e as cargas assimétricas impostas pelas inflorescências e infrutescências representam forças de aceleração lateral, quando a planta atinge o estrato superior da floresta. Durante a ontogênese de uma palmeira arborescente, é esperado que o diâmetro do caule aumente com expoentes progressivamente maiores, de acordo com Niklas (1993a, b). Também, segundo Holbrook & Putz (1989), é esperado que as palmeiras arborescentes sujeitas a acelerações laterais tenham maior diâmetro em relação à altura que as palmeiras abrigadas nos estratos inferiores da floresta. Além disso, Rich (1986) observou que espécies de palmeiras que cresciam mais rapidamente em altura apresentavam menor incremento no diâmetro. No presente estudo, pretende-se responder às seguintes questões: 1) Ocorre alteração na forma (proporção entre o diâmetro e a altura) de uma palmeira arborescente durante seu desenvolvimento ontogenético? 2) Se ocorrer, qual seria o modelo que melhor explica a relação entre o diâmetro e a altura da planta em cada estágio ontogenético? 3) Como ocorrem as alterações alométricas entre cada estágio ontogenético? 4)

Quais seriam os possíveis significados dessas alterações alométricas, do ponto de vista populacional?

Material e Métodos

Na Reserva Municipal de Santa Genebra (área de 250 ha, altitudes de 585 a 610 m, coordenadas 22°48'34"- 50'13"S e 47°06'15"- 07'33"W, município de Campinas, estado de São Paulo), predomina a floresta mesófila semidecídua (Leitão Filho 1995), ocorrendo também floresta paludícola em cerca de 15% da área. O clima regional é estacional, com médias anuais de temperatura de 20,3°C e total médio anual de chuva de 1409,5 mm (Mello et al. 1994). O relevo local é ondulado, com declividade variando de 6 a 9% (São Paulo 1981, Jener F. L. Moraes⁸, comunicação pessoal). Na área paludosa, o solo, de acordo com o sistema brasileiro de classificação de solos (EMBRAPA 1999) é Gleissolo Háptico eutrófico textura média a argilosa (Unithal⁹ e Hélio do Prado⁸, comunicação pessoal). Nessa área, o jerivá *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman é a única palmeira emergente, sobressaindo além da copa das árvores do dossel, a cerca de 20-25 m de altura.

Nessa população de jerivá, Bernacci et al. (capítulo 1) distinguiram os estádios ontogenéticos de plântula, com lâmina foliar inteira estreita ($\leq 2\text{cm}$) e sem estipe aéreo; juvenil fase 1, com lâmina foliar inteira larga e sem estipe aéreo; juvenil fase 2, com lâmina foliar pinatissecta e sem estipe aéreo; imaturo, com lâmina foliar pinatissecta, estipe aéreo e sem raízes caulígenas aéreas; virgem, com lâmina foliar pinatissecta, raízes caulígenas e sem estruturas reprodutivas; reprodutivo, com lâmina foliar pinatissecta, raízes caulígenas e presença periódica e ou vestígios de estruturas reprodutivas. Os dados foram coletados nas mesmas 100 parcelas de 5 x 5 m usadas por Silva-Matos et al. (1999), estabelecidas por sorteio de pares de números aleatórios num sistema de coordenadas, constituído por eixos ortogonais de 100 x 100 m. No vértice

⁸ Pesquisador Científico, Centro de Solos e Recursos Agroambientais, Instituto Agronômico.

⁹ Laboratório Agroquímico, Campinas, SP

superior esquerdo (em relação à origem dos eixos), foi delimitada uma sub-parcela de 2 x 2 m. Foram tomadas as seguintes medidas de todas as plantas: a) diâmetro basal até 15 cm medido com um paquímetro, ou calculado a partir do perímetro medido com uma fita métrica nas plantas maiores; b) altura total (distância vertical do solo até a altura máxima atingida pela copa) de palmeiras com até 4 m medida com uma fita métrica e das maiores, por comparação com uma escala graduada. Essas medidas foram tomadas em 1993 e novamente em 1994, depois de 400 ± 3 dias.

Em 1993, apenas os indivíduos com estipe foram amostrados no restante da área de cada parcela de 5 x 5 m e os dados foram usados para verificar se a forma alométrica dos indivíduos de um mesmo estágio ontogenético e que morreram durante o período de estudo diferia da forma alométrica dos que sobreviveram até 1994 (400 ± 3 dias depois). Em 1994, apenas as plântulas não foram medidas no restante da área de cada parcela de 5 x 5 m e as medidas de diâmetro e altura foram usadas para descrever a forma das plantas em cada estágio ontogenético e sua alteração nas transições entre estádios.

No presente estudo, adotamos a justificativa apresentada em Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos (1992) de que a altura tem influência na disponibilidade de luz e no espaço disponível para o crescimento das plantas, assim, nas relações alométricas, y correspondeu ao diâmetro (em cm) e x , à altura (em m), ambos transformados em logaritmos base 10. Os dados transformados foram analisados por estádios e fases ontogenéticas. A significância das regressões lineares ($H_0: b = 0$) foi testada através da análise de variância ANOVA (Sokal & Rohlf 1979). As regressões lineares significativas ($p < 0,05$) foram testadas entre si através da análise de covariância ANCOVA (Snedecor & Cochran 1967), para verificar se as retas apresentavam inclinações (b) diferentes, ou para determinar o valor comum de inclinações não significativamente diferentes. Comparações múltiplas entre retas com inclinações não significativamente diferentes foram feitas pelo teste *a posteriori* de Scheffé com $p < 0,05$ (Zar 1984), para verificar diferenças nos interceptos (a), ou para determinar o valor comum dos interceptos que não diferiam significativamente. Se os valores de a

fossem significativamente diferentes para inclinações estatisticamente similares (b comum), novos valores de a eram calculados (Brower & Zar 1984) para cada regressão, usando-se o valor de b comum.

Os valores de b significativamente diferentes foram comparados através do teste t (Zar 1984) com os coeficientes dos modelos alométricos propostos (McMahon & Kronauer 1976, Dean & Long 1986) mais próximos dos valores obtidos, usando o programa ANCOVA31, desenvolvido por um dos autores (F.A.M. Santos). A reta representando o limite teórico de quebra foi calculada segundo a fórmula apresentada por Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos (1992). Diferenças de tamanho e forma entre os indivíduos que morreram ou sobreviveram durante o período de estudo foram comparadas através do teste de Kolmogorov-Smirnov (Zar 1984) e do intervalo de confiança da mediana (McGill et al. 1978, Wilkinson 1990).

Resultados

As inclinações das retas alométricas dos estádios ontogenéticos sem estipe (plântula, juvenil-1 e juvenil-2) foram significativamente diferentes de zero ($b \neq 0$). As retas alométricas diferiram significativamente entre si e da reta alométrica dos indivíduos com estipe (Tabela 1). A inclinação das retas de regressão linear de cada estágio com estipe (imaturo, virgem e reprodutivo) não diferiu significativamente de zero e o conjunto desses estádios foi representado por uma só reta alométrica significativa (Tabela 1). Em geral, os valores de r^2 (coeficiente de determinação) foram baixos nas regressões significativas, indicando que, em cada estágio ontogenético, a forma alométrica individual era muito variável entre uma planta e outra. Houve uma tendência a valores progressivamente maiores de r^2 durante a ontogênese, exceto em juvenil-2, em que o valor do coeficiente de determinação foi menor que em juvenil-1. O aumento de r^2 durante a ontogênese indica que a variação da forma alométrica individual foi muito grande nas plântulas, menor nos juvenis e menor ainda nos indivíduos com estipe (Tabela 1). A inclinação da reta alométrica (b , Tabela 1) também aumentou progressivamente e diferiu significativamente entre os estádios

ontogenéticos, indicando que o diâmetro da planta aumentou proporcionalmente mais que a altura ao longo da ontogênese (Figuras 1, 2 e 3). O valor do intercepto (a , Tabela 1) também aumentou progressivamente entre estádios ontogenéticos consecutivos, indicando que, embora plântulas e juvenis (fases 1 e 2) pudessem apresentar alturas semelhantes (compare Figuras 1 e 2), juvenis-1 tinham diâmetros maiores (maior valor de a) e eram menos variáveis (maior valor de r^2) que plântulas de alturas semelhantes. Da mesma maneira, juvenis-2 tinham diâmetros maiores, embora mais variáveis, que juvenis-1 de alturas semelhantes.

Em relação ao modelos, todos os estádios apresentaram valores de b mais próximos do previsto pelo modelo de similaridade geométrica ($D = k.H^1$), que assume o menor valor para b ($b = 1$), mas apenas os indivíduos com estipe se conformaram a esse modelo (Tabela 1). Os estádios sem estipe apresentaram retas de regressão com inclinações significativamente menores que a do modelo de similaridade geométrica, indicando que tinham diâmetro menor que o previsto para sua altura.

Dentre os 560 indivíduos amostrados inicialmente, de 1993 a 1994 apenas indivíduos sem estipe aéreo morreram, correspondendo a 27% do total dos indivíduos, sem estipe aéreo, vivos em 1993 (Figura 4). A relação altura/diâmetro diferiu entre os sobreviventes e os mortos no período de estudo (Figura 4). As plantas que morreram durante o período de estudo tinham, em 1993, uma forma significativamente diferente da forma das plantas que sobreviveram até 1994 (Figura 4; figura 4) e tinham diâmetro e altura significativamente menores que os sobreviventes (Figura 5). Apesar de as retas alométricas diferirem significativamente entre os mortos e os sobreviventes, elas cruzaram-se no ponto correspondente à altura de 12 cm (Figura 4). Isso significa que, até 12 cm de altura, os indivíduos que morreram tinham altura menor que os sobreviventes de mesmo diâmetro, mas, acima de 12 cm de altura, os que morreram tinham diâmetro menor que os sobreviventes de mesma altura. O menor valor de r^2 (Figura 4) da equação de regressão dos indivíduos que morreram durante o período de estudo indica que apresentavam formas mais variáveis. Mais da metade dos mortos tinha altura igual ou menor que 12 cm ($18 + 56 = 74 = 55\%$

dos indivíduos mortos, Tabela 2). A partir dessa altura, diminuiu consideravelmente a probabilidade de morte dos indivíduos (Tabela 2).

Discussão

Há, na literatura, várias explicações para o valor reduzido da relação diâmetro/altura nos estádios ontogenéticos iniciais das plantas. Uma dessas explicações decorre da lei das escalas (Okuno et al. 1982): a sustentação mecânica de uma planta com pequena altura demanda um pequeno diâmetro. Niklas (1994) sugeriu que as relações alométricas seriam dependentes do tamanho e observou que, nas menores plantas de *Robinia pseudoacacia*, a relação entre diâmetro e altura era menor que nas plantas maiores. No jervá, a relação diâmetro/altura aumentou nos estádios posteriores a plântula, ou seja, as plântulas apresentavam maior altura em relação ao diâmetro que os demais estádios ontogenéticos, indicando maior destinação de recursos ao aumento da altura. Enquanto a altura absoluta fosse pequena, a planta poderia crescer relativamente muito em altura, pois os riscos de quebra seriam menores. Assim, no estágio de plântula, com a menor altura absoluta (Bernacci et al. capítulo 1), a relação diâmetro/altura assumiu o menor valor durante a ontogênese do jervá.

Syagrus romanzoffiana realiza grande parte de seu ciclo de vida no interior da floresta, protegido do vento, sob a sombra das árvores e indivíduos maiores. No interior da floresta, o sombreamento e a proteção contra ventos poderiam ser outra explicação para o baixo valor da relação entre diâmetro e altura, observado nos estádios ontogenéticos iniciais do jervá. No interior da floresta, os indivíduos sofreriam pequena ação das forças de aceleração lateral, de forma que poderiam destinar mais recursos ao aumento da altura e alcançar condições de maior intensidade de luz. De acordo com Oldeman (1974 *apud* Hallé et al. 1978), em *Quararibea turbinata* (Bombacaceae) e em *Croton* sp. (Euphorbiaceae), os indivíduos do interior da floresta apresentaram relação diâmetro/altura menor que os indivíduos de ambiente aberto. O mesmo tipo de resultado foi obtido por Holbrook & Putz (1989), em *Liquidambar styraciflua*.

Outra explicação para o pequeno valor da relação diâmetro/altura nos estádios iniciais do jerivá seria o tempo de vida relativamente curto dos estádios iniciais. O tempo de permanência como infante (considerando-se plântula e juvenis 1 conjuntamente) foi estimado como sendo de cerca de três anos enquanto no estádio posterior de juvenil 2 foi de cerca de oito anos para a população estudada de jerivá (Bernacci et al. capítulo 4). Tendo a plântula um tempo de vida curto em relação ao tempo de vida total da planta, seria mais vantajoso investir no crescimento em altura, buscando condições de maior intensidade de luz e mudar de estádio do que destinar recursos à sua defesa e manutenção, minimizando os riscos de dano. Portanto, a vida relativamente curta da plântula poderia contribuir, pelo menos em parte, para a pequena inclinação da reta diâmetro/altura. Embora a literatura não traga exemplos de aplicação dessa explicação, pode se fazer analogia ao observado para dicotiledôneas com ciclo de vida relativamente curto, que geralmente apresentam inclinação da reta alométrica diâmetro/altura menor. Por exemplo, *Pourouma bicolor*¹⁰ (Cecropiaceae) apresentou $b = 1,24$ (Rich et al. 1986) e espécies de *Cecropia* (Cecropiaceae) apresentaram $b = 0,962$ (Sposito & Santos 2001). Por outro lado, dicotiledôneas longevas tendem a mostrar maior inclinação da reta alométrica, como, por exemplo, *Pentaclethra macroloba* (Leguminosae), com $b = 1,67$ (Rich et al. 1986). Dicotiledôneas lenhosas, conjuntamente, mostram inclinação ainda maior ($b=2,049$, Niklas 1993a).

No início do desenvolvimento ontogenético do jerivá, o diâmetro no nível do solo é devido apenas aos pecíolos das folhas da planta e seu pequeno valor resulta da pequena soma da seção de cada pecíolo. Da mesma forma que a plântula representa apenas uma fração da vida da planta, uma folha sobrevive por apenas uma fração da vida da plântula. Tendo a folha um tempo

¹⁰ *Pourouma aspera*, citada por Rich et al. (1986), é considerada um sinônimo por BERG, C.C., AKKERMANS, R.W.A.P. & van HEUSDEN, E.C.H. 1990. Cecropiaceae: *Coussapoa* and *Pourouma*, with an introduction to the family. Flora Neotropica 51: 1-208.

de vida curto em relação ao tempo de vida da plântula, seria mais vantajoso antecipar a substituição de uma folha danificada que destinar recursos para minimizar os riscos de dano. Dentro de certos limites, nos estádios iniciais da palmeira *Euterpe edulis* Mart., a perda de uma folha por herbivoria aumentou significativamente a probabilidade de transição da planta (Silva Matos 2000), apesar de em geral esta perda aumentar significativamente a probabilidade de morte do indivíduo (Carvalho et al. 1999). A perda antecipada de uma folha (que pode ser a única, durante certo tempo, nas plântulas menores) poderia significar um dano muito grande para os indivíduos de *Syagrus romanzoffiana*. Contudo, se a probabilidade de um indivíduo perder a folha em decorrência de algum dano for relativamente pequena, as chances de crescimento em altura e sobrevivência poderiam ser maiores na população como um todo. Assim, tanto a proteção contra vento no subdossel quanto o tempo de duração relativamente curto das folhas e dos estádios iniciais poderiam contribuir para explicar a pequena inclinação da reta diâmetro/altura nesses estádios. Entre os estádios iniciais, as plântulas apresentam as folhas menores e menos elaboradas (Bernacchi et al. capítulo 1).

A reta de regressão do diâmetro contra a altura representa uma forma alométrica média de um conjunto de indivíduos, uma tendência central no conjunto das formas alométricas individuais. Os baixos valores de r^2 observados nas regressões de *Syagrus romanzoffiana* indicam uma grande variação na relação diâmetro/altura entre plantas individuais na população estudada. Além da reprodução obrigatoriamente cruzada (Siqueira 1989), que aumenta a variabilidade genética na população (Aspinwall & Christian 1992, Harrison & Durance 1992, Warburton 2000), também a heterogeneidade ambiental pode contribuir para acentuar diferenças de forma alométrica entre os indivíduos de uma população. Parker (1997) observou três estratos verticais em relação à luminosidade em uma floresta de coníferas: um próximo ao solo, com pouca penetração de luz; outro próximo ao dossel, com muita penetração de luz; e outro intermediário, com muita variação horizontal na luminosidade. Através de um modelo teórico, Martens et al. (2000) observaram que,

no interior de uma floresta, a distribuição horizontal da luz depende primariamente da distribuição da cobertura vegetal e é muito influenciada pela altura do dossel. Gandolfi (2000) observou que, na floresta estacional da mesma Reserva Municipal de Santa Genebra, há grande variação espacial e temporal na intensidade luminosa em decorrência da presença de clareiras e que a deciduidade de árvores do dossel produz sazonalmente “clareiras virtuais”, que se podem repetir estacionalmente por muitos anos, implicando num padrão particular de regime de luz, diferente dos que podem ocorrer em florestas tropicais úmidas (sob dossel perenifólio, sob clareira e na transição entre uma situação e outra). A variação espacial da intensidade e da qualidade da luz na floresta paludícola poderia contribuir para a variabilidade da forma alométrica observada na população de jerivá, principalmente nos menores indivíduos. Os indivíduos de estádios ontogenéticos posteriores, mais altos, estariam em ambientes lumínicos mais homogêneos, implicando na diminuição da variabilidade das relações alométricas. Supomos também, que dependendo do teor de água, o solo pode ser mais ou menos instável e a instabilidade do substrato pode influir na forma alométrica da planta, devendo afetar principalmente os estádios iniciais. Niklas (1993a) encontrou valores de r^2 que variaram de 0,049 a 0,974 em diferentes espécies e grupos vegetais, mas não os discutiu.

De acordo com Fenner (1987), a sobrevivência das plântulas de qualquer espécie não depende inteiramente das suas próprias características, variando de local a local e de estação a estação. As plântulas estão sujeitas a um ambiente em constante alteração, de tal forma que a plasticidade fenotípica é a estratégia evolutiva mais apropriada, podendo garantir a sobrevivência de alguns indivíduos sob uma ampla gama de condições ambientais. Até 12 cm de altura, os indivíduos de *Syagrus romanzoffiana* que morreram tinham altura menor que os sobreviventes de mesmo diâmetro, indicando incapacidade de aumentar a altura, quando seria importante para sua sobrevivência elevar as folhas e alcançar condições de luz mais favoráveis. O acesso à luz é importante no crescimento de palmeiras, árvores florestais e plantas verdes em geral e investir no crescimento em altura mais que em diâmetro permite à planta atingir uma

posição no perfil da floresta em que tenha acesso a maior intensidade luminosa. Porém, acima de 12 cm de altura, os indivíduos que morreram tinham diâmetro menor que os sobreviventes de mesma altura. Responder a aumentos provisórios de intensidade luminosa com crescimento em altura exageradamente grande em relação ao diâmetro representa um risco de quebra e morte. Similarmente, investir desnecessariamente no crescimento em diâmetro representa um gasto de recursos que poderiam ser direcionados a atividades capazes de retorno imediato. Em conseqüência, crescer em diâmetro ou em altura representa uma relação de custo/benefício (trade-off) na história de vida de uma árvore. Disso resulta que, para uma mesma altura, se o diâmetro for muito grande ou muito pequeno, a planta teria pequenas chances de crescimento viável. É provável que, nos locais com pequena intensidade luminosa, os indivíduos consigam sobreviver apenas por um tempo limitado. A constatação de que a forma alométrica dos mortos diferiu significativamente da dos sobreviventes indica que, além do tamanho, a maneira como a planta realiza o seu crescimento é importante para a sua sobrevivência: para terem maiores chances de sucesso, além de serem grandes, os indivíduos precisam apresentar uma forma compatível com o seu estágio ontogenético.

Enquanto no subdossel, como os indivíduos estão próximos ao chão e a quase totalidade da luz vem de cima (Chazdon 1986a), a disposição das folhas na horizontal permite à planta interceptar maior densidade de fluxo luminoso e aumentar a eficiência fotossintética, minimizando a sobreposição entre as folhas da planta (Chazdon 1986b, Souza *et al.* 2000). No jerivá, a mudança de orientação da folha de vertical para horizontal, associada à maior elaboração da folha, que torna-se pinatissecta e passa de plana e inteira em plântula e juvenil-1 a uma conformação tridimensional, com segmentos arranjados em diferentes planos, ocorre no estágio juvenil (Bernacci *et al.* capítulo 1). A disposição horizontal das folhas implica em um aumento relativamente menor em altura. Este fato, associado à elaboração do estipe, implica em aumento da relação diâmetro/altura no estágio juvenil, em relação às plântulas, tal como observado. Então,

embora, tanto o diâmetro quanto a altura de juvenis sejam maiores que em plântulas (Bernacci et al. capítulo 1), o diâmetro tem um aumento proporcionalmente maior em juvenis. Entretanto, ao dispor-se na horizontal, as folhas distanciam-se do eixo vertical da planta, aumentando a aceleração lateral no centro de gravidade da planta, principalmente se não se dispuserem simetricamente (ver Dean & Long 1986, King 1987). Ou seja, a elaboração do estipe, no estágio juvenil, além de garantir um crescimento em altura com maior segurança, pode ser um mecanismo para compensar o novo arranjo das folhas.

A inclinação ($b \cong 1,10$) da reta de regressão do diâmetro em função da altura foi maior em *Syagrus romanzoffiana* que nas palmeiras em geral ($b = 0,57$ de acordo com Niklas 1993a). Também foi maior que o observado em *Socratea durissima* (Derst.) Wendl. ($b = 0,63$ de acordo com Rich et al. 1986), um valor de inclinação da reta alométrica considerado, até hoje, o maior relatado na literatura. O aumento proporcionalmente maior do diâmetro possibilita aos indivíduos distanciarem-se do limite de quebra. Entre as plantas de mesma altura e tecidos com propriedades semelhantes, as de maior diâmetro encontram-se mais distantes do limite de quebra. O aumento da relação diâmetro/altura ao longo da ontogênese possibilita ao jerivá crescer em altura com maior segurança em relação à quebra.

Contudo, a inclinação da reta alométrica do jerivá foi menor que a das dicotiledôneas arbóreas em geral ($b \cong 2,05$, Niklas 1993a). Uma árvore dicotiledônea apresenta, em geral, uma copa resultante de ramificações laterais de várias ordens, que exercem um grande peso vertical sobre o tronco e tendem a deslocar o centro de gravidade do conjunto, quanto menos simétrica for a copa, representando uma força de ação lateral. Epífitas e trepadeiras podem concentrar-se de um lado da copa da árvore e amplificar a força de aceleração lateral. Porém, uma árvore dicotiledônea pode trocar suas folhas sem qualquer aumento de altura e pode, progressivamente, sofrer menor risco de quebra do caule com o crescimento secundário do diâmetro. Por questões anatômicas, o crescimento do diâmetro das palmeiras é mais limitado que nas dicotiledôneas, mas, por outro lado, a única maneira de produzir folhas nas palmeiras escaposas é através da

produção de novos nós, implicando em crescimento em altura e, se o caule quebrar, a planta morre. *Syagrus romanzoffiana* pode limitar a sua necessidade de crescer em altura diminuindo o tamanho dos entrenós produzidos consecutivamente, pois nossas observações no campo mostraram que os últimos entrenós nos indivíduos emergentes do jerivá tinham comprimento reduzido e as cicatrizes das bainhas foliares passaram a ser semicirculares em vez de circulares, indicando uma redução no tamanho das bainhas e uma alteração da filotaxia. Nos indivíduos de jerivá com estipe bem desenvolvido (a partir do estágio imaturo), a copa tende a ser simétrica. Nas palmeiras paquicaules, como *Syagrus romanzoffiana*, a copa não resulta de ramificação lateral (no máximo, os pecíolos podem simular um ramo lateral pequeno e leve). Além disso, não se observaram epífitas nem trepadeiras na copa do jerivá. Os únicos fatores que podem exercer forças laterais são as estruturas de sustentação de flores e frutos, geralmente localizadas assimetricamente, e a ação do vento, nas plantas emergentes. Assim, em *Syagrus romanzoffiana*, uma palmeira com estipe único, os componentes de força lateral seriam reduzidos em relação a árvores dicotiledôneas e gimnospermas e o diâmetro de seu caule em relação à altura poderia ser menor.

Referências Bibliográficas

- ALVAREZ-BUYLLA, E.R. & MARTINEZ-RAMOS, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree – an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80: 275-290.
- ASPINWALL, N. & CHRISTIAN, T. 1992. Pollination biology, seed production, and population-structure in Queen-of-the-prairie, *Filipendula rubra* (Rosaceae) at Botkin Fen, Missouri. *Am. J. Bot.* 79: 488-494.
- BERNACCI, L.C., MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. Estádios ontogenéticos em uma população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). (capítulo 1)

- BERNACCI, L.C., MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. Dinâmica da palmeira nativa jerivá, *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, em um fragmento forestal do sudeste do Brasil. (capítulo 4)
- BROWER, J. E. & ZAR, J.H. 1984. Field & laboratory methods for general ecology. 2 ed. Wm. C. Brown, 226pp, Dubuque.
- CARVALHO, R.M.; MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. 1999. Leaf ecology of pre-reproductive stages of the palm tree *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). *Annals of Botany* 83: 225-233.
- CHAZDON, R.L. 1986a. Light variation and carbon gain in rain forest understory palms. *Journal of Ecology* 74:995-1012.
- CHAZDON, R.L. 1986b. Physiological and morphological basis of shade tolerance in rain forest understory plants. *Principes* 30:92-99.
- DEAN, T.J. & LONG, J.N. 1986. Validity of constant-stress and elastic-instability principles of stem formation in *Pinus contorta* and *Trifolium pratense*. *Annals of Botany* 58: 833-840.
- EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. 1999. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. 412pp, Rio de Janeiro.
- FENNER, M. 1987. Seedlings. *New Phytol.* 106 (Suppl.): 35-54.
- GANDOLFI, S. 2000. História natural de uma floresta estacional semidecídua no município de Campinas (São Paulo, Brasil). Tese de Doutorado, IB–UNICAMP, 520pp, Campinas.
- GIVNISH, T.J. 1982. On the adaptative significance of leaf height in forest herbs. *The American Naturalist* 120: 353-381.
- HALLÉ, F., OLDEMAN, R.A.A. & TOMLINSON, P.B. 1978. Tropical trees and forests: an architectural analysis. Springer-Verlag, 441pp, Berlin.
- HARRISON, P.G. & DURANCE, C. 1992. Variation in clonal structure in an eelgrass (*Zostera marina*) meadow on the Pacific coast of Canada. *Can. J. Bot.* 70: 653-657.

- HOLBROOK, N.M. & PUTZ, F.E. 1989. Influence of neighbors on tree form: effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (swett gum). *Amer. J. Bot.* 76: 1740-1749.
- KING, D.A. 1987. Load bearing capacity of understory treelets of a tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 114(4): 419-428.
- KOYAMA, T. & HOTTA, M. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology* 4: 515-521.
- LEITÃO FILHO, H.F. 1995. A vegetação da Reserva de Santa Genebra. *In* Leitão Filho, H.F. & Morellato, P.C. (orgs.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana*: 19-29. Editora da UNICAMP, Campinas.
- MARTENS, S.N., BRESHEARS, D.D. & MEYER, C.W. 2000. Spatial distributions of understory light along the grassland forest continuum: effects of cover, height, and spatial pattern of tree canopies. *Ecol. Model.* 126: 79-93.
- McGILL, R., TUCKEY, J.W. & LARSEN, W.A. 1978. Variations of box plots. *American Statistician* 32:12-16.
- McMAHON, T.A. 1973. Size and shape in biology: elastic criteria impose limits on biological proportions, and consequently on metabolic rates. *Science* 179: 1201-1204.
- McMAHON, T.A. & BONNER, J.T. 1986. *Tamaño y vida*. Prensa Científica 255pp, Barcelona.
- McMAHON, T.A. & KRONAUER, R.E. 1976. Tree structures: deducing the principle of mechanical design. *J. theor. Biol.* 59: 443-466.
- MELLO, M.H.A., PEDRO JR., M.J. , ORTOLANI, A.A. & ALFONSI, R.R. 1994. *Chuva e temperatura: cem anos de observações em Campinas*. Boletim Técnico 154. Instituto Agrônômico, 48pp, Campinas.
- NIKLAS, K.J. 1993a. The scaling of plant height: a comparison among major plant clades and anatomical grades. *Annals of Botany* 72: 165-172.

- NIKLAS, K.J. 1993b. Influence of tissue density-specific mechanical properties on the scaling of plant height. *Annals of Botany* 72: 173-179.
- NIKLAS, K.J. 1994. The allometry of safety-factors for plant height. *Amer. J. Bot.* 81:345-351.
- NIKLAS, K.J. 1995 Plant height and the properties of some herbaceous stems. *Annals of Botany* 75: 133-142.
- OKUNO, E., CALDAS, I.L. & CHOW, C. 1982. Física para ciências biológicas e biomédicas. Harbra, 490pp, São Paulo.
- PARKER, G.G. 1997. Canopy structure and light environment of an old-growth Douglas-fir western Hemlock forest. *Northwest Sci.* 71: 261-270.
- RICH, P.M. 1986. Mechanical architecture of arborescent rain forest palms. *Principes* 30: 117-131
- RICH, P.M. 1987. Mechanical structure of the stem of arborescent palms. *Bot. Gaz.* 148: 42-50.
- RICH, P.M., HELENURM, K., KEARNS, D., MORSE, R., PALMER, M.W. & SHORT, L. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledons trees and arborescent palms of Costa Rica tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113: 241-246.
- SCHATZ, G.E., WILLIAMSON, G.B., COGSWELL, C.M. & STAM, A.C. 1985. Stilt roots and growth of arboreal palms. *Biotropica* 17: 206-209.
- SÃO PAULO, ESTADO. 1981. Plano Cartográfico do Estado de São Paulo: Barão Geraldo. Secretaria de Economia e Planejamento.
- SILVA-MATOS, D.M. 2000. Herbivore and plant demography: a case study in a fragment of semi-deciduous forest in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 16: 159-165.
- SILVA-MATOS, D.M., FRECKLETON, R.P. & WATKINSON, A.R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80(8): 2635-2650.
- SIQUEIRA, J.C. 1989. Considerações sobre a biologia da polinização em palmeira genivá (*Arecastrum romanzoffianum* - Palmae). *Acta Biologica Leopoldensia* 11: 203-212.
- SNEDECOR, G. W. & COCHRAN, W. G. 1967. *Statistical methods*. 6 ed. Iowa University Press, Ames.

- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1979. Biometria: principios y métodos estadísticos en la investigación biológica. H. Blume, 832pp, Madrid.
- SOUZA, A.F., MARTINS, F.R. & SILVA-MATOS, D.M. 2000. Detecting ontogenetic stages of the palm *Attalea humilis* in fragments of the Brazilian Atlantic forest. *Can. J. Bot.* 78: 1227-1237.
- SPOSITO, T.C. & SANTOS, F.A.M. 2001. Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *American Journal of Botany* 88(5): 939-949.
- WARBURTON, C.L., JAMES, E.A., FRIPP, Y.J., TRUEMAN, S.J. & WALLACE, H.M. 2000. Clonality and sexual reproductive failure in remnant population of *Santalum lanceolatum* (Santalaceae). *Biol. Conserv.* 96: 45-54.
- WILKINSON, L. 1990. SYSTAT: the system for statisticians. SYSTAT Inc., 676 pp, Evanston.
- ZAR, J.H. 1984. Biostatistical analysis. 2 ed. Prentice Hall, 717pp, New Jersey.

Tabela 1. Regressões lineares entre o logaritmo base 10 do diâmetro basal (cm) e da altura (m) de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, na área de floresta paludícola da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP, com dados de 1994. Todas as retas de regressão tiveram $b \neq 0$ ($p < 0,0001$). N = número de indivíduos, r^2 = coeficiente de determinação, b = coeficiente angular (valores significativamente diferentes com letras diferentes), a = constante linear ou intercepto, b_{cornum} = valor de coeficientes angulares não significativamente diferentes, a_{ajustado} = valor do intercepto recalculado para b_{cornum} (valores significativamente diferentes com letras diferentes).

Estádio	N	r^2	b	a	b_{cornum}	a_{ajustado}	b (ou b_{cornum}) = 1	b = 1,5
Plântula	307	0,0908	0,2039 ^k	-0,6766	-	-	p < 0,0001	-
Juvenil – 1	245	0,4634	0,6376 ^w	-0,0544	0,6182	-0,0641 ^k	p < 0,0001	-
Juvenil – 2	160	0,3485	0,5940 ^w	0,1157	0,6182	0,1206 ^w	p < 0,0001	-
Com estipe	54	0,7577	1,0996 ^z	0,4108	-	-	p = 0,2536	p < 0,0001

766

Tabela 2. Indivíduos sem estipe de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman mortos após 400 ± 3 dias da primeira observação (1993) em diferentes classes de altura, na área de floresta paludícola da Reserva Municipal de Santa Genebra, Campinas, SP.

Classe de altura (cm)	Número total de indivíduos	número de mortos	porcentagem de mortos
0,05-6	35	18	51
6,05 – 12	111	56	50
12,05 – 24	156	42	27
24,05 – 400	205	19	9
Total	507	135	27

Figura 1. Relação entre o diâmetro basal e a altura de plântulas de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, na área de floresta paludícola da Reserva Municipal de Santa Genebra, SP. A linha grossa indica o limite teórico de quebra, devido à própria altura de um cilindro de diâmetro constante. Parâmetros da regressão na tabela 1.

Figura 2. Relação entre o diâmetro basal e a altura de juvenis de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, na área de floresta paludícola da Reserva Municipal de Santa Genebra, SP. Δ : fase 1 (—), +: fase 2 (—). A linha grossa indica o limite teórico de quebra, devido à própria altura de um cilindro de diâmetro constante. Parâmetros das regressões na tabela 1.

Figura 3. Relação entre o diâmetro basal e a altura de indivíduos com estipe aéreo de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, na área de floresta paludícola da Reserva Municipal de Santa Genebra, SP. $\diamond$ imaturos, * virgens, $\circ$ reprodutivos. A linha grossa indica o limite teórico de quebra, devido à própria altura de um cilindro de diâmetro constante. Parâmetros da regressão na tabela 1.

Figura 4. Relação entre o diâmetro basal e altura de 507 plantas sem estipe de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, medidas em 1993, na área de floresta paludícola da Reserva Santa Genebra, SP. □: sobreviventes (—, $\log y = 0,0288 + 0,8541x^2$, $n = 372$, $r^2 = 0,6761$), X: mortos (---, $\log y = -0,1866 + 0,6233x^2$, $n = 135$, $r^2 = 0,3704$) após 400 ± 3 dias da primeira observação. Regressões significativamente diferentes ($p < 0,001$). n número de indivíduos, r^2 coeficiente de determinação.

a)

b)

Figura 5. Comparação das medidas tomadas em 1993 das plantas sem estipe de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman que morreram ou sobreviveram após 400 ± 3 dias da primeira observação, na área de floresta paludícola da Reserva Municipal de Santa Genebra, SP. **a)** altura (m), **b)** diâmetro (cm). Em cada caixa, 25% das medidas estão contidos abaixo (segundo quartil) e 25% acima (terceiro quartil) da construção. A construção representa a mediana e seu intervalo de confiança a 95%. A barra inferior representa o quartil (25%) inferior (menores valores) e a barra superior, o quartil superior (maiores valores). Valores extremos da distribuição são indicados por asteriscos * e os muito extremos, por "o". A não sobreposição dos intervalos de confiança indica diferenças significativas.

CAPÍTULO 3: Padrão espacial de uma população de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.)

Glassman (Arecaceae) em um fragmento florestal no sudeste do Brasil.

LUÍS C. BERNACCI ¹¹, FERNANDO R. MARTINS ¹² & FLÁVIO A. M. SANTOS ¹²

título resumido – padrão espacial de *Syagrus romanzoffiana*.

¹¹ Curso de pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Estadual de Campinas, nível doutorado.
Endereço atual: Centro de Recursos Genéticos Vegetais e Jardim Botânico, Instituto Agrônomo, Caixa Postal 28,
13001-970 Campinas, SP, Brasil. e-mail: <bernacci@barao.iac.br>.

¹² Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, 13081-970 Campinas, SP,
Brasil.

ABSTRACT - (Spatial pattern of a population of *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae) in a forest fragment in Southeastern Brazil.) In the swamp forest of Santa Genebra Reserve (22°48'34"-50'13"S and 47°06'15"-07'33"W), a native population of jerivá, *Syagrus romanzoffiana*, presented an aggregated spatial distribution. However, for individuals larger than juveniles 2, in 1993, and for immature, in 1994, the spatial pattern changed to random. Also regeneration had aggregated distribution, which implies that seedlings also were aggregated. Mortality was density-dependent in the population, which it implies a reduction of the density and the level of aggregation during ontogenetic development. Mortality was higher near to the larger individuals and the transition to the posterior states is lower near these individuals, possibly in function of the necessity of higher light levels for the transition to the these more advanced states. Thus, performance of seed dispersers can increase the possibilities of survival and transition in studied population. The treefall gaps that cause increase in the light level and occur randomly can contribute to explain the difference observed in spatial pattern. More births had occurred in less frequently flooded areas, but the population as a whole did not present significant differences of distribution in relation to the number of individuals, basal area and cylindrical volume in relation the different levels of flooding, inside of the swampy forest.

Key words – spatial pattern, ontogenetic stages, palm, *Syagrus romanzoffiana*, swampy forest, Brazil.

RESUMO - (Padrão espacial de uma população de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae) em um fragmento florestal no sudeste no Brasil.) Na floresta paludícola da Reserva Santa Genebra (22°48'34"-50'13"S e 47°06'15"-07'33"W), a população nativa do jerivá, *Syagrus romanzoffiana*, apresentou padrão de distribuição espacial agregado. Entretanto, a partir do

estádio juvenil 2, em 1993, e do estágio imaturo, em 1994, o padrão espacial alterou-se para aleatório. Observou-se, ainda, que os nascimentos tinham distribuição agregada, o que implica que as plântulas também se distribuam agregadas. Houve tendência da mortalidade ser dependente da densidade na população, o que implica em diminuição da densidade e do nível de agregação, ao longo da ontogenia. A mortalidade foi maior próximo aos indivíduos maiores enquanto que a transição aos estádios posteriores foi menor próximo a estes indivíduos maiores, possivelmente em função da necessidade de níveis progressivamente maiores de luz para a transição aos estádios mais adiantados. Assim, a atuação de dispersores pode aumentar as possibilidades de sobrevivência e conseqüentes transições na população estudada. Como a abertura de clareiras, que provoca aumento no nível de luz, ocorre de forma aleatória, pode contribuir para explicar a alteração observada no padrão espacial. O número de nascimentos foi influenciado negativamente pelo alagamento, mas a população como um todo não apresentou diferenças significativas de distribuição em relação ao número de indivíduos, área basal e volume cilíndrico em pé em relação a diferentes níveis de umidade do solo, dentro da floresta paludícola.

Introdução

Uma planta só pode adquirir os recursos necessários à sua sobrevivência, tais como luz, água e nutrientes, se ocupar um espaço suficiente para capturá-los (Yodzis 1978). O espaço ocupado por uma planta pode ser considerado como o volume ao seu redor, em que ela pode exercer e sofrer influência de outros organismos, sendo, de modo geral, o principal fator limitante de seu crescimento (Silvertown & Doust 1993). A maneira como os indivíduos de uma população ocupam o espaço é chamada de padrão espacial e, embora populações diferentes possam ter a mesma densidade (número médio de indivíduos por unidade de área), o resultado da ação dos mesmos processos ecológicos pode ser bem diferente, se os padrões espaciais das populações forem diferentes (Brower & Zar 1984).

O padrão espacial é resultante da ação conjunta de fatores bióticos e abióticos sobre os processos de recrutamento e mortalidade, que podem determinar que o padrão espacial seja diferente em cada estágio ontogenético dos indivíduos da população (Hutchings 1986). Tipicamente, as populações vegetais apresentam hierarquia de tamanho, com muitos indivíduos pequenos e poucos grandes, concentrando-se a mortalidade nos menores indivíduos (Harper 1977). A mortalidade nas fases iniciais da ontogênese pode estar relacionada à maior densidade dos indivíduos e à proximidade da planta mãe, que podem aumentar as chances de ataques de patógenos e predadores (Janzen 1970, Connell 1979), ou levar à competição entre os indivíduos (Yeaton 1979). Neste caso, os adultos podem apresentar-se menos agregados que a população como um todo (Janzen 1970), tendendo a um padrão espacial regular (Connell 1961).

Se o padrão espacial for determinado predominantemente por interações bióticas, espera-se encontrar uma relação inversa entre o tamanho individual e a densidade, diminuindo o número de indivíduos por área e aumentando o tamanho dos sobreviventes durante a ontogênese da população (Harper 1977, White 1985, Hutchings 1986). Porém, a mortalidade pode não estar relacionada à densidade nem à distância da planta-mãe e isso

tem sido interpretado como decorrente da maior importância de fatores abióticos na determinação das taxas de mortalidade (Hutchings 1986). Se o ambiente é heterogêneo, espera-se que a mortalidade seja maior nos sítios menos favoráveis aos indivíduos da população (Hutchings 1986). Neste caso, o padrão espacial de adultos pode ser mais agregado que o dos estádios ontogenéticos iniciais (Hutchings 1986). Entretanto, se os recursos não estiverem uniformemente distribuídos no espaço, tal como a disponibilidade de luz decorrente da abertura de clareiras, pode não ocorrer agregação (Yeaton 1979, Augspurger 1983, 1984).

As plântulas de uma população da palmeira *Euterpe edulis* Mart., em uma floresta paludícola no sudeste do Brasil, apresentavam padrão espacial aleatório, mas os estádios ontogenéticos posteriores se agregavam em locais de solo não totalmente encharcado nem totalmente seco (Silva-Matos et al. 1999). Porém, em um trecho da Floresta Ombrófila Densa Montana em Santa Catarina, a mesma espécie apresentou padrão agregado nos estádios ontogenéticos iniciais e aleatório nos seguintes (Reis et al. 1996). Esses resultados poderiam indicar que o padrão espacial seria uma resposta à variação do meio ambiente em que seus indivíduos se desenvolvem. Em uma população da palmeira *Socratea durissima* (Oerst.) Wendl., numa floresta estacional do Panamá, Yeaton (1979) encontrou um padrão aleatório e explicou-o como decorrente da competição intraespecífica e preferência por clareiras. Em *Syagrus comosa* Mart. e *S. flexuosa* Mart., num trecho de cerrado de Brasília, Dusi (1989) encontrou padrão agregado, tanto em área queimada quanto em área não atingida por fogo e concluiu que o padrão espacial das populações poderia ser independente do ambiente. A comparação desses resultados indica que tanto a heterogeneidade ambiental quanto as características genéticas da população e as interações bióticas intra e interespecíficas podem exercer grande influência nos processos de mortalidade espacialmente diferenciada envolvidos na geração do padrão espacial.

Um dos ambientes de grande heterogeneidade é o ocorrente nas florestas sujeitas a inundações (Scarano 1998). Devido às condições de saturação hídrica do solo e

conseqüente falta de oxigênio, as florestas ripícolas e paludícolas apresentariam um número relativamente pequeno de espécies, que aí ocorreriam em decorrência de adaptações especiais (Leitão-Filho 1982, Joly 1986) e diferentes para cada espécie (Lieberg & Joly 1993, Lobo & Joly 1996, Scarano 1998, Souza et al. 1999). Espécies diferentes apresentam, em geral, padrão espacial agregado na floresta paludícola, ocupando locais com diferentes freqüências e intensidades de alagamento (Silva 1991, Lobo-Faria 1998, Marques & Joly 2000).

O presente estudo tem por objetivos: a) descrever o padrão espacial de uma população da palmeira jerivá, *Syagrus romanzoffiana*, em uma área de floresta paludícola; b) verificar se o padrão espacial se altera e como se altera ao longo da ontogênese; c) discutir a influência de possíveis fatores, particularmente a umidade do solo, no padrão espacial; e d) verificar se o padrão espacial encontrado nessa população é semelhante ao encontrado em outras populações de outras espécies do mesmo gênero.

Material e Métodos

Syagrus romanzoffiana (Cham.) Glassman, conhecida popularmente como jerivá, é uma palmeira arborescente com estipe único e ocorre da Bolívia à Bahia e até o Uruguai e norte da Argentina, sendo a espécie do gênero com a mais ampla distribuição (Glassman 1987, Noblick 1996). Desde o sul até o centro-oeste do Brasil, é a palmeira mais freqüente na natureza e em cultivo (Noblick 1996). É heliófila e seletiva higrófila, preferindo os solos úmidos e húmicos, mas também ocorre em solos secos e de baixa fertilidade (Sanchotene 1989). Nos fragmentos de floresta paludícola na região central do estado de São Paulo, o jerivá é uma das espécies mais abundantes (Bernacci *et al.* 1998). Toniato et al. (1998) mostraram que o jerivá apresenta grande importância fitossociológica em fragmentos de floresta paludícola no município de Campinas.

O presente estudo foi desenvolvido na floresta paludícola que ocupa 15% dos cerca de 250 ha (Leitão Filho 1995) da Reserva Municipal de Santa Genebra (22°48'34"-22°50'13"S e 47°06'15"- 47°07'33"W), no município de Campinas, estado de São Paulo. A temperatura média anual é de 20,3°C e a precipitação média anual, 1409,5 mm (Mello et al. 1994). Na área paludosa, o relevo é ondulado, com declividade variando de 6 a 9% (Jener F. L. Moraes¹³, comunicação pessoal) e o solo, de acordo com o sistema brasileiro de classificação de solos (EMBRAPA 1999), é Gleissolo Háptico eutrófico textura média a argilosa (Hélio do Prado¹³, comunicação pessoal). Nessa área, o jerivá é abundante e as palmeiras adultas emergem acima do dossel da floresta, situado ao redor de 15 m.

Os dados foram coletados inicialmente em 1993 e novamente 400 ± 3 dias depois, em 1994, nas mesmas 100 parcelas de 5 x 5 m usadas por Silva (1991), estabelecidas por sorteio de pares de números aleatórios num sistema de coordenadas, constituído por eixos ortogonais de 100 x 100 m. Na mesma população de jerivá, Bernacci et al. (capítulo 1) distinguiram os estádios ontogenéticos de plântula, com lâmina foliar inteira estreita (≤ 2 cm) e sem estipe aéreo; juvenil-fase 1, com lâmina foliar inteira larga e sem estipe aéreo; juvenil-fase 2, com lâmina foliar pinatissecta e sem estipe aéreo; imaturo, com lâmina foliar pinatissecta e estipe aéreo e sem raízes caulígenas aéreas; virgem, com lâmina foliar pinatissecta e raízes caulígenas e sem estruturas reprodutivas; reprodutivo, com lâmina foliar pinatissecta, raízes caulígenas e presença periódica e ou vestígios de estruturas reprodutivas. Em cada parcela, no vértice superior esquerdo (em relação à origem dos eixos), foi delimitada uma sub-parcela de 2 x 2 m, onde todos os indivíduos foram amostrados. Em 1993, plântulas e juvenis-fase 1 foram amostrados sem distinção entre si e são chamadas, neste estudo, de infantes. Ainda em 1993, no restante da área de cada parcela de 5 x 5 m, apenas os indivíduos com estipe foram amostrados. Em 1994, foi possível fazer a distinção entre plântulas e juvenis, tendo-se ampliado a coleta de dados,

¹³ Pesquisador Científico, Centro de Solos e Recursos Agroambientais, Instituto Agrônomo.

amostrando-se, além dos indivíduos com estipe, os juvenis nas fases 1 e 2 para o restante da área de cada parcela de 5 x 5 m. Os indivíduos que nasceram durante o período de estudo são chamados, neste trabalho, de ingressantes e correspondem ao estágio de plântula. Mediu-se o diâmetro ao nível do solo e a altura da planta, medida verticalmente do solo até a altura máxima da copa (ver Bernacci et al. capítulos 1 e 2).

Não é recomendável fundamentar conclusões sobre o padrão espacial em um único conjunto de observações e na aplicação de um único teste, já que diferentes índices podem apresentar resultados diferentes (Ludwig & Reynolds 1988). Por isso, para investigar o padrão espacial da população de jerivá, foram usados o coeficiente de dispersão ($CD = \text{variância}/\text{média}$) e o índice de dispersão de Morisita (I_d), considerando os dados de 1993 e 1994 como conjuntos independentes. A significância dos valores obtidos pelo coeficiente de dispersão foi verificada através do teste t e a dos obtidos pelo índice de dispersão de Morisita, através de χ^2 (Brower & Zar 1984). Para testar se existia diferença significativa entre a densidade de plantas amostradas através das sub-parcelas, de 4 m², ou através das parcelas, de 25 m², as densidades obtidas em 1994 foram comparadas, através do teste não paramétrico de Mann-Whitney (U), nestes dois tamanhos amostrais (Zar 1984).

Aplicou-se o teste de associação de χ^2 (Greig-Smith 1983), para verificar se estádios ontogenéticos diferentes ocorreriam associados no espaço. Um resultado não significativo indica ausência de associação, isto é, a frequência de co-ocorrência de estádios ontogenéticos diferentes no espaço não difere da esperada ao acaso. Associações negativas indicam que as co-ocorrências são menos frequentes do que se espera ao acaso. Associações positivas indicam que a frequência das co-ocorrências é maior que a esperada ao acaso e é possível avaliar quão forte é a associação através da aplicação de alguma medida do grau de associação. Como medida do grau de associação positiva, foi usado o índice de Jaccard (Ludwig & Reynolds 1988).

Tanto fatores dependentes da densidade quanto fatores independentes da densidade controlam os processos de mortalidade, que, por sua vez, podem influir no padrão espacial (Silvertown & Doust 1993). Para verificar se o padrão espacial poderia estar associado a processos dependentes da densidade e suas diferentes expressões, foi testada a existência de correlação entre a taxa de mortalidade ou de natalidade e a densidade, número de indivíduos reprodutivos, área basal, soma da altura e soma do volume cilíndrico em pé de todos os indivíduos ou apenas dos infantes (plântulas + juvenil-1). O volume cilíndrico em pé foi calculado através da multiplicação da área basal pela altura de cada indivíduo presente na parcela. Para testar se o padrão espacial poderia estar relacionado a processos independentes da densidade, considerou-se o grau de umidade do solo como a variável mais importante. A influência do grau de umidade do solo foi testada através da análise de sua correlação com as taxas de natalidade e mortalidade e com o número total de indivíduos, número de indivíduos reprodutivos, área basal, altura e volume de todos os indivíduos ou dos infantes (plântulas + juvenil-1). Distinguiram-se cinco graus progressivos de umidade do solo (Silva 1991): parcelas secas, pouco úmidas, úmidas, muito úmidas e alagadas. Em todas essas análises, tomou-se a parcela como unidade de área e os valores das taxas de mortalidade ou natalidade foram transformados através do arco-seno da raiz quadrada (Zar 1984). Foram consideradas significativas as correlações com nível de significância de 0,1 ou menor.

Para verificar se a mortalidade de infantes (plântulas + juvenis-1) poderia estar relacionada ao tamanho dos indivíduos, a distribuição de tamanho dos infantes vivos quando da primeira observação em 1993 foi comparada com a dos que morreram no intervalo de 400 ± 3 dias depois. As distribuições de tamanho foram comparadas através de testes de χ^2 , considerando as variáveis altura, área basal e volume dos indivíduos.

Resultados

Em 1994, a densidade média da população, exceto plântulas, de *Syagrus romanzoffina*, estimada a partir dos dados das parcelas de 25 m², foi de 1.848 ± 220,4 palmeiras/ha e a estimada a partir das sub-parcelas de 4 m² foi de 2.125 ± 347 palmeiras/ha. Essas estimativas não diferiram significativamente entre si (U = 4262,5; g.l. = 2; n = 200; p = 0,064). Tanto a população viva como um todo quanto os ingressantes ou os indivíduos que morreram entre 1993 e 1994 apresentaram padrão espacial agregado (Tabela 1). Na população total de indivíduos vivos, houve uma tendência à diminuição dos valores do coeficiente de dispersão e do índice de Morisita entre estádios consecutivos (Tabela 1), indicando que o grau de agregação tendeu a diminuir durante o desenvolvimento ontogenético. Os estádios com estipe aéreo (imaturo, virgem e reprodutivo) apresentaram padrão espacial aleatório, tanto através do coeficiente de dispersão quanto do índice de Morisita (Tabela 1). Dentro de um mesmo estádio, o padrão espacial não variou entre 1993 e 1994, exceto em juvenil-2, que apresentou padrão aleatório em 1993 e padrão agregado em 1994 (Tabela 1).

Foi detectada a ocorrência tanto de associação quanto de não associação entre os estádios ontogenéticos do jerivá. Associação positiva foi encontrada entre os estádios de plântula, juvenil-1 e reprodutivo; juvenil-1 e juvenil-2; e juvenil-2 e imaturo (Tabela 2). Associação negativa ocorreu apenas entre plântulas e imaturos (Figura 1). Nos estádios sem estipe (plântula, juvenil-1 e juvenil-2), as associações ocorreram sempre entre um estádio e o imediatamente seguinte (figura 1). O grau de associação entre os estádios consecutivos foi maior entre os estádios sem estipe (plântula com juvenil-1 e juvenil-1 com juvenil-2) que entre eles e os estádios com estipe (juvenil-2 com imaturo e plântula com reprodutivo, tabela 2). Entre estádios não consecutivos não ocorreu associação, com a única exceção das plântulas, que se associaram negativamente com imaturos (Tabela 2, figura 1). Não houve associação entre os estádios plântula com juvenil-2 e

virgem; juvenil-1 com imaturo, virgem e reprodutivo; juvenil-2 com virgem e reprodutivo; imaturo com virgem e reprodutivo; e virgem com reprodutivo (Tabela 2).

Foram encontradas correlações positivas da taxa de mortalidade com a área basal total, soma das alturas individuais, volume cilíndrico em pé e número de indivíduos reprodutivos, considerando a parcela como unidade de área (Tabela 3). A taxa de natalidade correlacionou-se positivamente com a área basal total, volume cilíndrico em pé e número de indivíduos reprodutivos, mas correlacionou-se negativamente com o nível de umidade do solo (Tabela 3). A área basal total, soma das alturas individuais e volume cilíndrico em pé correlacionaram-se positivamente com o número de indivíduos reprodutivos por parcela. A soma das alturas individuais esteve correlacionada ao número total de indivíduos e ao número de indivíduos reprodutivos por parcela (Tabela 3). Embora sem significância estatística, houve uma tendência à ocorrência de correlações negativas da taxa de mortalidade com a área basal, altura e volume de infantes (Tabela 3).

Entre os infantes, a mortalidade foi maior que a esperada para as plantas com até 12 cm de altura ($\chi^2 = 6,449$, g. l. = 1, $n = 155$, $p = 0,014$) e foi menor que a esperada para as plantas com mais de 24 cm de altura ($\chi^2 = 6,535$, g. l. = 1, $n = 59$, $p = 0,011$) ou com mais de 0,24 cm² de área basal ($\chi^2 = 8,024$, g. l. = 1, $n = 69$, $p = 0,005$) ou com mais de 0,01 cm³ de volume cilíndrico em pé ($\chi^2 = 9,675$, g. l. = 1, $n = 64$, $p = 0,02$).

Discussão

Estádios diferentes apresentaram padrões espaciais diferentes em parcelas de mesma área e os mesmos padrões em parcelas de áreas diferentes, indicando que as alterações do padrão não seriam decorrentes da mudança de escala, representada pela variação do tamanho das parcelas. Por sua vez, a ocorrência de padrão aleatório entre os 32 juvenis-2, em 1993, e de

padrão agregado entre os 30 juvenis-2, em 1994, nas sub-parcelas, poderia indicar que o padrão espacial não seria decorrente da densidade (número de indivíduos por parcela).

Durante o desenvolvimento ontogenético do jerivá, os indivíduos alteraram seu padrão espacial, que passou de agregado a aleatório, mostrando uma tendência à exclusão entre os indivíduos da população. De acordo com Hutchings (1986), o padrão espacial de uma população decorre do padrão espacial do recrutamento e da mortalidade. Assim, é necessário ter uma idéia de como esses processos ocorrem no espaço, para explicar a alteração do padrão espacial constatada na população de jerivá estudada.

Nas visitas ao campo, não era freqüente ver frutos de *Syagrus romanzoffiana* no solo, apesar da intensa frutificação, mas, quando eram vistos, estavam geralmente próximos aos indivíduos reprodutivos. Os frutos (ou o endocarpo com a semente) do jerivá são pesados e não podem ser transportados pelo vento ou pela água. A associação positiva entre plântulas e reprodutivos e a correlação positiva entre o número de ingressantes e o de reprodutivos indicam que, na população estudada, a maioria das sementes deve ser dispersa próximo à planta-mãe. O padrão espacial agregado observado nos ingressantes, a correlação positiva entre o número de ingressantes e o de reprodutivos e a associação positiva entre plântulas e reprodutivos também indicam que há uma concentração de sementes próximas à planta-mãe. É provável que essa distribuição das sementes próximo à planta mãe seja uma das principais variáveis condicionadoras do padrão espacial agregado das plântulas. Dusi (1989) também apontou a pequena probabilidade de dispersão dos propágulos de *Syagrus comosa* e *S. flexuosa* como um dos fatores influentes no padrão espacial agregado de suas populações. De acordo com Hutchings (1986), de forma geral, a maioria das sementes germina próximo à planta-mãe e, assim, a distribuição dos reprodutivos no espaço é apontada como um dos fatores que determinam a distribuição das plântulas (Hutchings 1986).

A dispersão de sementes por caxinguelê (*Sciurus ingrami*) foi observada em várias populações de jerivá (Azevedo-Maia *et al.* 1987). O caxinguelê, o macaco-prego (*Cebus sp.*) e o bugio (*Alouata sp.*) foram indicados como dispersores do jerivá na Reserva Municipal de Santa Genebra (Galetti *et al.* 1992). O cachorro-do-mato (*Dusicyon thous*) e o jacu (*Penelope sp.*) também foram apontados como dispersores do jerivá (Kuhlmann & Kuhn 1947). Os mamíferos nativos (Monteiro Filho 1995) e a avifauna (Aleixo 1995, Aleixo & Vielliard 1995) têm sofrido a ação da fragmentação e da interferência antrópica na Reserva Santa Genebra, que ocasionaram alteração da fauna, com extinções locais e ou redução no número de indivíduos das espécies características de floresta fechada. O número reduzido de dispersores, ao menos atualmente, deve contribuir para o padrão espacial agregado das plântulas e sua associação positiva com os reprodutivos de jerivá na população estudada na Reserva.

Observou-se uma mudança do padrão espacial de agregado nos estádios iniciais para aleatório nos estádios mais desenvolvidos na população estudada, indicando uma tendência à exclusão entre os indivíduos. Por um lado, a soma das alturas dos indivíduos presentes em cada parcela mostrou-se correlacionada positivamente com o número de indivíduos, indicando ser a densidade um componente importante na soma das alturas. Por outro lado, a correlação positiva da somatória das alturas com a taxa de mortalidade indica que a mortalidade na população de jerivá estudada tem alguma dependência em relação à densidade, um resultado esperado, de acordo com Harper (1977). Uma mortalidade dependente da densidade implica em que, com o passar do tempo, em decorrência do auto-raleamento, o padrão espacial deixe de ser agregado nos estádios ontogenéticos mais desenvolvidos (Janzen 1970, Hutchings 1986), tal como encontrado na população de jerivá estudada.

As causas da mortalidade não foram investigadas, mas, como houve indicação de que ela fosse dependente da densidade, infere-se que a competição intra-específica no jerivá seja importante, como encontrado por Yeaton (1979) em uma população da palmeira *Socratea*

durissima. A maior mortalidade de indivíduos com pequena altura e a menor mortalidade de indivíduos com grande altura, área basal ou volume reforçam os resultados de Bernacci et al. (capítulo 2), de que os indivíduos maiores e os que tinham uma forma capaz de proporcionar crescimento viável teriam vantagem competitiva sobre os demais. De acordo com Harper (1977), White (1985) e Hutchings (1986), se o padrão espacial for determinado predominantemente por interações bióticas, espera-se encontrar uma relação inversa entre o tamanho individual e a densidade, com menor número de indivíduos por área e maior tamanho dos sobreviventes durante a ontogênese da população, tal como observado para a população estudada.

Correlações positivas da área basal, altura total ou volume cilíndrico em pé com o número de reprodutivos por parcela decorrem do grande peso da contribuição desses indivíduos na escalada dessas variáveis. Isso indicaria uma forte hierarquização na população de *Syagrus romanzoffiana*, com a maior parte da biomassa concentrada numa pequena fração do número total de indivíduos. Além disso, as correlações positivas da taxa de mortalidade com a área basal, altura total ou volume cilíndrico em pé indicam que, em cada parcela, a mortalidade seria significativamente influenciada pela presença dos indivíduos de grande tamanho (reprodutivos). Ou seja, a presença de indivíduos grandes na parcela determinaria um aumento na taxa de mortalidade nos indivíduos pequenos, indicando uma influência de relações bióticas na determinação do padrão espacial do jerivá. A mortalidade concentrada próximo aos indivíduos maiores implicaria em que, ao longo do desenvolvimento ontogenético, a distância entre eles tende a aumentar, possivelmente contribuindo para a distribuição não agregada observada nos estádios com estipe aéreo.

A existência de associações positivas dos jerivás reprodutivos apenas com as plântulas e não com os demais estádios e a associação negativa entre plântulas e imaturos também permite inferir sobre a existência de efeito negativo dos maiores indivíduos sobre o desenvolvimento dos menores. A associação positiva dos jerivás reprodutivos apenas com as plântulas indica que

indivíduos dos outros estádios ocorreriam com maior frequência em sítios não ocupados pelos reprodutivos. Para que isso ocorra, a transição de plântula a juvenil-1 e deste aos outros estádios deve ocorrer com mais frequência em sítios não ocupados pelos reprodutivos, tal como observado por Bernacci et al. (capítulo 4). Apesar do pequeno número de transições ocorridas no período, todas as quatro transições de plântula a juvenil 1 (Bernacci et al. capítulo 4) ocorreram em parcelas onde não estavam presentes indivíduos reprodutivos. A outra transição de avanço na ontogenia (de juvenil 2 a imaturo - Bernacci et al. capítulo 4) também ocorreu em parcela em que não estavam presentes indivíduos reprodutivos (previamente). De forma oposta, embora o único retrocesso na ontogenia (de juvenil 1 a plântula - Bernacci et al. capítulo 4), tenha ocorrido em parcela onde não estavam presentes indivíduos reprodutivos, estava presente um indivíduo de grande porte, com estipe, do estádio imaturo.

As associações positivas entre estádios ontogenéticos iniciais (sem estipe) e consecutivos do jerivá podem indicar que o recrutamento de um estádio para o seguinte seria dependente da distribuição espacial do estádio anterior. Ou seja, num sítio em que um estádio inicial do jerivá é abundante, seria mais provável o recrutamento para o estádio seguinte e, assim, estádios ontogenéticos iniciais consecutivos ocorreriam associados positivamente no espaço. Em relação aos estádios finais (com estipe) do jerivá, o curto tempo de estudo pode não ter sido suficiente para detectar interações entre os indivíduos. A existência de não associação entre imaturos, virgens e reprodutivos poderia decorrer da baixa probabilidade das transições de imaturo a virgem e de virgem a reprodutivo. O estádio virgem mostrou o menor número de indivíduos e o número de reprodutivos superou o de imaturos, indicando curta duração do estádio virgem em relação à duração dos estádios imaturo e reprodutivo. É possível que a presença de grandes indivíduos, além de aumentar a taxa de mortalidade dos indivíduos sem estipe, também diminua a probabilidade de transição dos indivíduos com estipe. Se tal influência ocorresse, a probabilidade da transição de imaturo a virgem seria maior em sítios onde virgens e reprodutivos estivessem ausentes ou em pequeno número, bem como seria maior a probabilidade da transição de virgem a

reprodutivo em sítios onde reprodutivos estivessem ausentes ou em pequeno número, implicando na não associação entre esses estádios ontogenéticos.

Por outro lado, há indicações de que as palmeiras necessitam de intensidades luminosas progressivamente maiores a partir do início do crescimento da plântula até o desenvolvimento do estipe (Granville 1978 apud Kahn 1986). Apesar de não terem sido realizadas observações sobre as condições de luminosidade nas parcelas estudadas, áreas mais abertas poderiam favorecer o desenvolvimento ontogenético do jerivá, tal como foi observado por Augspurger (1984) em nove espécies de dicotiledôneas no Panamá. Gandolfi (2000) observou que a luminosidade é muito variável temporal e espacialmente na floresta da Reserva de Santa Genebra devido a presença de clareiras originadas pela queda de folhas em um período do ano ou de árvores. Além disso, na floresta paludícola, a presença de canais e de áreas freqüentemente alagadas pode determinar uma menor densidade de árvores e maior penetração de luz, sem que seja necessária a formação de clareiras por queda de árvores, embora a queda de árvores seja mais freqüente na floresta paludícola que na floresta mesófila adjacente (observação pessoal). Tanto a formação de clareiras quanto a distribuição espacial de canais e áreas alagáveis podem ocorrer de modo aleatório no tempo e no espaço e o aumento da luminosidade poderia favorecer indivíduos de jerivá de modo igualmente aleatório. Os indivíduos favorecidos pela maior iluminação possivelmente teriam maior probabilidade de mudar de estágio. Dessa forma, a ocorrência aleatória de fenômenos naturais (formação de clareiras, queda de galhos e folhas, alteração de canais e alagamento de áreas) pode contribuir para o padrão espacial aleatório dos indivíduos com estipe de jerivá. Assim, é possível que a variação das condições de luz na floresta paludícola da Reserva Municipal de Santa Genebra seja um fator ambiental importante na distribuição espacial dos indivíduos de jerivá.

A correlação negativa do número de nascimentos com o grau de umidade do solo indica que deve existir um limite em relação à saturação hídrica do solo em que o jerivá pode sobreviver, particularmente no início de seu desenvolvimento ontogenético. Outras espécies típicas de solo encharcado também podem apresentar problemas de germinação, como, por exemplo, *Talauma*

ovata, em que o alagamento impede a germinação e leva à perda de viabilidade das sementes (Lobo & Joly 1996). É possível que as plântulas de jervá não consigam estabelecer-se em áreas de solo mais encharcado e que esta seja uma das razões que determinem a ocupação de sítios distintos em relação à juçara, *Euterpe edulis*, que apresenta preferência pelas áreas de solo mais encharcado na floresta paludícola estudada (Silva 1991). O conflito entre a semente e a plântula, resistindo ou não à inundação, pode possibilitar ou não a colonização de ambientes propensos a alagamento (Scarano 1998). Possivelmente, o jervá também apresente alguma intolerância à dessecação, pois, em um trecho de 1 ha de floresta mesófila semidecídua na mesma Reserva, foram observadas apenas 15 plantas de estipe com 10 cm ou mais de diâmetro a 1,3m do solo (Galetti *et al.* 1992). Na área de 0,25 ha estudada na floresta paludícola, observamos 50 indivíduos de jervá (32 reprodutivos, 8 virgens e 10 imaturos) esperando-se encontrar 200 plantas/ha com aquelas dimensões. Em outros fragmentos florestais, na região central do estado de São Paulo, o jervá apresentou maior freqüência em ambientes com solo mais úmido (Bernacci *et al.* 1998).

Igualmente em floresta paludícola na região central do estado de São Paulo, Marques & Joly (2000) observaram que tanto a população total de *Callophyllum brasiliense* quanto cada categoria considerada independentemente apresentaram distribuição agregada, ou seja, não foi observada alteração no padrão espacial ao longo da ontogenia da espécie. Tais resultados foram diferentes dos encontrados neste estudo para o jervá e no estudo de Silva (1991) para a juçara *Euterpe edulis*, na floresta paludícola da Santa Genebra. Enquanto no jervá (presente estudo) foi observada uma exclusão (os indivíduos tornaram-se menos agregados) ao longo da ontogenia, na juçara (Silva 1991) foi observada uma atração, tomando-se os indivíduos reprodutivos mais agregados. Sterner *et al.* (1986) observaram que, de forma geral, a exclusão entre os indivíduos é mais comum em ambiente tropical. Esta ainda é uma hipótese a ser testada no ambiente da floresta paludícola e os dados obtidos até o momento não possibilitam uma conclusão a respeito,

nem indicam uma tendência. Na mesma formação paludícola da Reserva Municipal de Santa Genebra, Lobo-Faria (1998) verificou que populações de cinco diferentes espécies de dicotiledôneas apresentaram padrão espacial agregado, mas o padrão não foi estudado em estádios ontogenéticos individualizados, não sendo possível saber se ocorreu exclusão ou não entre os indivíduos ao longo da ontogenia. Pielou (1962) concluiu que uma distribuição menos agregada pode ser obscurecida quando a população é composta por muitos indivíduos pequenos e é analisada como um todo. Sterner et al. (1986) concluíram que, em uma grande escala, todas as populações são agregadas, mas os processos atuantes na agregação em ampla escala seriam distintos dos que atuam em uma escala local. As conclusões de Pielou (1962) e Sterner et al. (1986) endossam os resultados que obtivemos, pois, para abordar processos no nível populacional, particularmente os que atuam no padrão espacial, é necessário estudar a população segmentando-a em estádios ontogenéticos. A ocorrência de diferentes padrões espaciais ao longo da ontogênese do jerivá indica que diferentes fatores de mortalidade atuariam em estádios ontogenéticos diferentes na população e que considerar a população como um todo pode não evidenciá-los.

Conclusões

O padrão espacial de cada estágio ontogenético do jerivá parece ser importante para a sobrevivência e o recrutamento dos indivíduos. A população como um todo apresentou padrão agregado. Os ingressantes do jerivá apresentaram padrão espacial agregado, implicando em que as plântulas ocorram agregadas no espaço. A densidade dos infantes e a área basal da espécie na parcela atuariam como promotores de mortalidade e, conseqüentemente, como fatores de exclusão entre os indivíduos. A ocorrência de indivíduos com estipe na parcela diminuiria a probabilidade de transição de plântula a estádios posteriores e, conseqüentemente, a chance de um indivíduo atingir o estágio reprodutivo. Sugerimos que a necessidade de altos níveis de luminosidade para o desenvolvimento do estipe contribuiria para a pequena

probabilidade de chegar ao estágio reprodutivo. A atuação de dispersores eficientes pode aumentar as probabilidades de sobrevivência e de recrutamento no jerivá. Áreas de solo encharcado ou alagado mostraram-se pouco adequadas ao estabelecimento do jerivá.

Referências Bibliográficas

- ALEIXO, A. 1995. Aves da mata de Santa Genebra: lições para a conservação de fragmentos florestais. *In* Leitão Filho, H. F. & Morellato, P. C. (orgs.) Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: 83-86. Editora da UNICAMP, Campinas.
- ALEIXO, A. & VIELLIARD, J.M.E. 1995. Composição e dinâmica da avifauna da mata de Santa Genebra, Campinas, São Paulo, Brasil. *Revta bras. Zool.* 12(3): 493-511.
- AUGSPURGER, C.K. 1983. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40: 189-196.
- AUGSPURGER, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- AZEVEDO-MAIA, A., SERRAN, F.P., FERNANDES, H.Q.B., OLIVEIRA, R.R., OLIVEIRA, R.F. & PENNA, T.M.P.A. 1987. Inferências faunísticas por vestígios vegetais, III: interrelações do caxinguelê (*Sciurus ingrani*, Thomas 1901) com a palmeira baba-de-boi (*Syagrus romanzoffiana* (Chamisso) Glassman). *Atas da Sociedade Botânica do Brasil* 3: 89-96.
- BERNACCI, L.C., GOLDENBERG, R. & METZGER, J.P. 1998. Estrutura florística de 15 fragmentos florestais ripários na Bacia do Jacaré-Pepira (SP). *Naturalia* 23: 23-54.
- BERNACCI, L.C., MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. Estádios ontogenéticos em uma população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). (capítulo 1)
- BERNACCI, L.C., MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. Relações entre altura e diâmetro no desenvolvimento ontogenético em uma população nativa de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). (capítulo 2)

- BERNACCI, L.C., MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. Dinâmica populacional da palmeira nativa jerivá, *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, no sudeste do Brasil. (capítulo 4)
- BOVI, M.L.A. 1990. Pré-embebição em água e porcentagem e velocidade de emergência de semente de plamito. *Bragantia* 49: 11-22
- BROWER, J. E. & ZAR, J.H. 1984. Field & laboratory methods for general ecology. 2 ed. Wm. C. Brown, 226pp, Dubuque.
- CONNELL, J.H. 1979. Tropical rain forests and coral reefs as open non-equilibrium systems. In ANDERSON, R.N., TURNER, B.D. & TAYLOR, R. (eds.) Population dynamics: 141-163. Blackwell Scientific, Oxford.
- DUSI, R.L.M. 1989. Padrão espacial, estrutura de populações e associação de *Syagrus comosa* Mart. e *Syagrus flexuosa* Mart. (Palmae) em cerrado no Jardim Botânico de Brasília-DF. Dissertação, Universidade de Brasília, 68pp, Brasília.
- EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. 1999. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. 412pp, Rio de Janeiro.
- POWER, N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Ann.Rev. Ecol. Syst.* 17: 89-110.
- GALETTI, M., PASCHOAL, M. & PEDRONI, F. 1992. Predation on palm nuts (*Syagrus romanzoffiana*) by squirrels (*Sciurus ingrami*) in south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 8: 121-123.
- GANDOLFI, S. 2000. História natural de uma floresta estacional semidecídua no município de Campinas (São Paulo, Brasil). Tese de Doutorado, IB–UNICAMP, 520pp, Campinas.
- GLASSMAN, S. F. 1987. Revision of the palm genus *Syagrus* Mart. and the other genera in the Cocos Alliance. *Illinois Biological Monographs* 56: 1-231.
- GREIG-SMITH, P. 1983. Quantitative plant ecology. University of California, 359pp, Berkeley.

- HARPER, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic, 839pp, London.
- HUTCHINGS, M. J. 1986. The structure of plant population. In CRAWLEY, M. J. (ed.) Plant Ecology: 97-136. Blackwell Scientific Publ., Oxford.
- JANZEN, D.H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. American Naturalist 104: 501-528.
- JOLY, C. A. 1986. Heterogeneidade ambiental e diversidade de estratégias adaptativas de espécies arbóreas de mata de galeria. Anais do X Congresso da Academia de Ciências do Estado de São Paulo: 19-38.
- KAHN, F. 1986. Life forms of amazonian palms in relation to forest structure and dynamics. Biotropica 18: 214-218.
- KENKEL, N.C. 1988. Pattern of self-thinning in Jack pine: testing the random mortality hypothesis. Ecology 69(4): 1017-1024.
- KUHLMANN, M. & KUHN, E. 1947. Subsídios para o estudo da biocenose regional. In: A flora do distrito de Ibiti (ex Monte Alegre), Município de Amparo: 141-221. Secretaria da Agricultura, Instituto de Botânica, São Paulo.
- LEITÃO FILHO, H.F. 1982. Aspectos taxonômicos das florestas do Estado de São Paulo. Silvicultura em São Paulo 1: 197-206.
- LEITÃO FILHO, H.F. 1995. A vegetação da Reserva de Santa Genebra. In Leitão Filho, H. F. & Morellato, P. C. (orgs.) Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana: 19-29. Editora da UNICAMP, Campinas.
- LIEBERG, S.A. & JOLY, C.A. 1993. *Inga affinis* DC. (Mimosaceae): germinação e tolerância de plântulas à submersão. Revta brasil. Bot. 16(2): 173-179.
- LOBO, P.C. & JOLY, C.A. 1996. Ecofisiologia da germinação de sementes de *Talauma ovata* St.Hil. (Magnoliaceae), uma espécie de matas de brejo. Revta brasil. Bot. 19(1): 35-40.

- LOBO-FARIA, P.C. 1998. Estratégias adaptativas de espécies arbóreas típicas de ambiente do solo hidricamente saturado: uma abordagem morfológica, bioquímica e ecofisiológica. UNICAMP-IB, Campinas. Tese de Doutorado
- LUDWIG, J.A. & REYNOLDS, J.F. 1988. Statistical ecology: a primer on methods and computing. John Wiley & Sons, 337pp, New York.
- MARQUES, M.C.M. & JOLY, C.A. 2000. Estrutura e dinâmica de uma população de *Callophyllum brasiliense* Camb. em floresta higrófila do sudeste do Brasil. *Revta brasil. Bot.* 23(1): 107-112.
- MELLO, M.H.A., PEDRO JR., M.J. , ORTOLANI, A.A. & ALFONSI, R.R. 1994. Chuva e temperatura: cem anos de observações em Campinas. Boletim Técnico 154. Instituto Agrônômico, 48pp, Campinas.
- MONTEIRO FILHO, E.L.A. 1995. Os mamíferos da Santa Genebra. *In* Leitão Filho, H. F. & Morellato, P. C. (orgs.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana*: 86-92. Editora da UNICAMP, Campinas.
- NOBLICK, L. R. 1996. *Syagrus*. *The Palm Journal* 126: 12-46.
- PIELOU, E.C. 1962. The use of plant-neighbour distances for the detection of competition. *Journal of Ecology* 50: 357-367.
- REIS, A., KAGEYAMA, P.Y., REIS, M.S. & FANTINI, A. 1996. Demografia de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) em uma floresta ombrófila densa montana, em Blumenau (SC). *Sellowia* 45-48: 13-45.
- SANCHOTENE, M.C.C. 1989. Frutíferas nativas úteis à fauna na arborização urbana. Sagra, 306pp, Porto Alegre.
- SCARANO, F.R. 1998. A comparison of dispersal, germination and establishment of woody plant subjected to distinct flooding regimes in Brazilian flood-prone forests and estuarine vegetation. *Oecologia Brasiliensis* 4: 177-193.

- SILVA, D. M. 1991. Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) em mata mesófila semidecídua no Município de Campinas, SP. Tese de Mestrado, 60pp, IB-UNICAMP, Campinas.
- SILVERTOWN, J.W. & DOUST, J.L. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Sci., 210pp, Oxford.
- SOUZA, A.F., ANDRADE, A.C.S., RAMOS, F.N. & LOUREIRO, M.B. 1999. Ecophysiology and morphology of seed germination of the neotropical lowland tree *Genipa americana* (Rubiaceae). J. Trop. Ecol. 15: 667-680.
- 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. Recruitment of tall arborescent palms in the Yasuni National Park, Amazonian Ecuador: are large treefall gaps important? Journal of Tropical Ecology 15: 355-366.
- TONIATO, M.T.Z., LEITÃO FILHO, H.F. & RODRIGUES, R.R. 1998. Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. Revta brasil. Bot. 21(2): 197-210.
- WHITE, J. 1985. The thinning rule and its application to mixtures of plant populations. In WHITE, J. (ed.) Studies on plant demography: 291-309. Academic Press, London.
- YEATON, R. I. 1979. Intraspecific competition in a population of the stilt palm, *Socratea durissima* (Oerst.) Wendl., on Barro Colorado Island, Panama. Biotropica 11: 155-158.
- YODZIS, P. 1978. Competition for space and the structure of ecological communities. Berlin: Springer-Verlag.
- ZAR, J.H. 1984. Biostatistical analysis. 2 ed. Prentice Hall, 717pp, New Jersey.

- SILVA, D. M. 1991. Estrutura de tamanho e padrão espacial de uma população de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae) em mata mesófila semidecídua no Município de Campinas, SP. Tese de Mestrado, 60pp, IB-UNICAMP, Campinas.
- SILVERTOWN, J.W. & DOUST, J.L. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell Sci., 210pp, Oxford.
- SOUZA, A.F., ANDRADE, A.C.S., RAMOS, F.N. & LOUREIRO, M.B. 1999. Ecophysiology and morphology of seed germination of the neotropical lowland tree *Genipa americana* (Rubiaceae). J. Trop. Ecol. 15: 667-680.
- 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. Recruitment of tall arborescent palms in the Yasuní National Park, Amazonian Ecuador: are large treefall gaps important? Journal of Tropical Ecology 15: 355-366.
- TONIATO, M.T.Z., LEITÃO FILHO, H.F. & RODRIGUES, R.R. 1998. Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. Revta brasil. Bot. 21(2): 197-210.
- WHITE, J. 1985. The thinning rule and its application to mixtures of plant populations. In WHITE, J. (ed.) Studies on plant demography: 291-309. Academic Press, London.
- YEATON, R. I. 1979. Intraspecific competition in a population of the stilt palm, *Socratea durissima* (Oerst.) Wendl., on Barro Colorado Island, Panama. Biotropica 11: 155-158.
- YODZIS, P. 1978. Competition for space and the structure of ecological communities. Berlin: Springer-Verlag.
- ZAR, J.H. 1984. Biostatistical analysis. 2 ed. Prentice Hall, 717pp, New Jersey.

Tabela 1. Valores do coeficiente de dispersão (CD) e do índice de Morisita (Id) na população de *Syagrus romanzoffiana* na área de floresta paludícola da Reserva Municipal de Santa Genebra. n número de indivíduos.

Ano	1993				1994				
	2 x 2 m		5 x 5 m		2 x 2 m		5 x 5 m		
Parcelas	n	CD	Id	n	CD	Id	n	CD	Id
Estádios									
Total de vivos	322	3,64*	1,81*	393	7,89*	6,64*	308	9,13*	3,62*
Plântulas									
Juvenis 1				49	2,25*	3,57*	245	5,25*	2,72*
Infantes	284	3,67*	1,93*	357	8,16*	2,99*			
Juvenis-2	32	1,19 ^{NS}	1,61 ^{NS}	30	1,45*	2,53*	163	3,84*	2,73*
Imaturos	2			13	1,03 ^{NS}	1,28 ^{NS}	14	1,10 ^{NS}	1,01 ^{NS}
Virgens	1			8	0,93 ^{NS}	0 ^{NS}	8	0,93 ^{NS}	0 ^{NS}
Reprodutivos	3			32	1,19 ^{NS}	1,61 ^{NS}	32	1,19 ^{NS}	1,61 ^{NS}
Infantes mortos				101 [#]	2,55*	2,53*			
Ingressantes				177 [#]	13,63*	8,10*			

entre a observação de 1993 e a de 1994;

* significativamente diferente de 1 (< 1 = padrão regular, > 1 = padrão agregado; p < 0,05);

NS não significativamente diferente de 1 (padrão aleatório; p ≥ 0,05).

Tabela 2. Associações entre estádios ontogenéticos na população de *Syngnus romanzoffiana* (dados de 1994) na floresta paludícola da Reserva Municipal de Santa Genebra. O número entre parênteses após cada estádio indica o número de parcelas com ocorrência do estádio. χ^2 qui-quadrado calculado; J valor do índice de Jaccard; a número de parcelas com ocorrência simultânea dos estádios considerados. Em negrito estão indicadas as associações significativas.

	juvenil 1 (63)		juvenil 2 (53)		imaturo (13)		virgem (8)		reprodutivo (24)						
	χ^2	J	a	χ^2	J	a	χ^2	J	a	χ^2	J	a			
plântula (68)	7,48+	59,8	49	1,62 ^{NS}	47,6	39	3,28[®]	8,0	6	1,52 ^{NS}	10,1	7	3,41[®]	27,8	20
juvenil 1 (63)				23,2+	63,4	45	1,24 ^{NS}	15,2	10	2,24 ^{NS}	10,9	7	<0,01 ^{NS}	20,8	15
juvenil 2 (53)							6,00*	20,0	11	0,04 ^{NS}	8,9	5	0,02 ^{NS}	20,3	13
imaturo (13)										1,11 ^{NS}	10,5	2	0,61 ^{NS}	5,7	2
virgem (8)													<0,01 ^{NS}	6,7	2
reprodutivo (24)															

- + distribuições significativamente dependentes entre si (p < 0,001).
- * distribuições significativamente dependentes entre si (p < 0,025).
- # distribuições significativamente dependentes entre si (p < 0,05).
- ⊗ distribuições significativamente dependentes entre si (p < 0,10).
- ^{NS} distribuições não significativamente dependentes entre si (p > ou = 0,10).

Tabela 3. Correlações de taxas populacionais com o grau de umidade do solo e outras características das parcelas na população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana* na área de floresta paludícola da Reserva Municipal de Santa Genebra. n número de unidades amostrais consideradas na análise.

N	correlação	número de indivíduos	número de infantes	área basal total	área basal de infantes	altura total	altura de infantes	volume total	volume de infantes	indivíduos reprodutivos	taxa de natalidade #	taxa de mortalidade#	R	
100	umidade	0,0058 ^{NS}	-0,0077 ^{NS}	0,1268 ^{NS}	0,0550 ^{NS}	0,1342 ^{NS}	-0,0139 ^{NS}	0,1136 ^{NS}	-0,0062 ^{NS}	0,0965 ^{NS}	-0,2275*	0,0143 ^{NS}		
73	taxa de mortalidade #	0,0713 ^{NS}	0,0694 ^{NS}	0,2897*	-0,1489 ^{NS}	0,2031*	-0,1230 ^{NS}	0,2895*	-0,1549 ^{NS}	0,2680*	0,0986 ^{NS}			
100	taxa de natalidade #	0,0180 ^{NS}	0,0226 ^{NS}	0,1909*	0,0489 ^{NS}	0,1365 ^{NS}	-0,0082 ^{NS}	0,2076*	0,0289 ^{NS}	0,2011*				
78	número de indivíduos			0,0473 ^{NS}		0,2532*		0,0343 ^{NS}						
78	indivíduos reprodutivos			0,9353*		0,8495*		0,9543*						

* significativamente diferente de zero (p < 0,10).

^{NS} não significativamente diferente de zero (p > ou = 0,10).

obtida entre as observações de 1993 e 1994.

Figura 1. Associação entre estádios ontogenéticos da população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana*, em 1994, na área de floresta paludícola da Reserva Municipal de Santa Genebra. O número em negrito corresponde ao valor obtido para a célula "a" (ocorrências simultâneas entre os estádios considerados - tabela 2) e é comparado com o número esperado, para distribuições significativamente dependentes. O tamanho das setas é proporcional ao grau da associação (índice de Jaccard – tabela 2).

**CAPÍTULO 4: Dinâmica populacional da palmeira nativa jerivá, *Syagrus romanzoffiana*
(Cham.) Glassman, em um fragmento florestal no sudeste do Brasil**

LUÍS C. BERNACCI ¹⁴, FERNANDO R. MARTINS ¹⁵ e FLAVIO A. M. SANTOS ¹⁵

título resumido – dinâmica populacional de *Syagrus romanzoffiana*.

¹⁴ Curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Estadual de Campinas, nível doutorado. Endereço atual: Centro de Recursos Genéticos Vegetais e Jardim Botânico, Instituto Agrônômico, Caixa Postal 28, 13001-970 Campinas, SP, Brasil. e-mail <bernacci@barao.iac.br>.

¹⁵ Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas, Caixa Postal 6109, 13081-970 Campinas, SP, Brasil.

ABSTRACT - (Population dynamics of jerivá palm, *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, in one forest fragment in Southeastern Brazil) *Syagrus romanzoffiana*, commonly known as "jerivá", has economic importance, being distinguished for its palmito of high quality. With the objective to understand aspects of its dynamics, aimed to management of harvesting of palmito, a natural population of the species was studied in the swamp forest in the Santa Genebra Municipal Reserve (22°48'34"-50°13"S and 47°06'15"-07°33"W), municipality of Campinas, state of São Paulo. Initial observations and classification of ontogenetic stages, infant, juvenile 2, imature, virgin and reproductive, were made in 1993 in 100 randomly placed plots (5 x 5 m) and sub-plots (2 x 2 m), and were repeated in 1994, after 400 ± 3 days. The population density and the stages structure did not vary significantly over the period of study and a matrix model was used to determine the population growth. The finite growth rate of the population's, $\lambda = 1,001658$, was not significantly different from 1, through bootstrap simulations. The observed stage structure was not different from predicted values. A simulated extration of plants for palmito harvesting indicated a population decrease, but the simulations indicated that the extration of seeds would not provoke population reduction, thus can constitute an alternative of economic exploration, that it would to be investigated analyzing if damage to the associated fauna would not exist.

Key words – *Syagrus romanzoffiana*, stage structure, matrix population models, palmito, management, palms.

RESUMO – (Dinâmica populacional da palmeira nativa jerivá, *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, em um fragmento florestal no sudeste do Brasil) O jerivá tem importância econômica, destacando-se seu palmito de boa qualidade. Com o objetivo de conhecer aspectos

de sua dinâmica, visando ao manejo da espécie para exploração do palmito, estudou-se uma população natural na floresta paludícola da Reserva Municipal de Santa Genebra (22°48'34"-50'13"S e 47°06'15"-07'33"W), Campinas, estado de São Paulo. As observações e classificações iniciais em cinco estádios ontogenéticos, infante, juvenil 2, imaturo, virgem e reprodutivo, foram feitas em 1993 em 100 parcelas (5 x 5 m) e sub-parcelas (2 x 2 m) aleatórias e as finais, em 1994, após 400 ± 3 dias. A densidade populacional e a estrutura de estádio não variaram significativamente durante o período de estudo e foi utilizado um modelo matricial para determinar o crescimento populacional. A população apresentou taxa finita de crescimento, $\lambda = 1,001658$, que não mostrou-se significativamente diferente de 1, através de simulações "bootstrap". A estrutura de estádios observada não variou daquela prevista como estável. A extração simulada, mesmo em pequena intensidade, de plantas para exploração de palmito indicou um decréscimo populacional, mas as simulações indicaram que a extração de sementes, mesmo com grandes intensidades, não provocariam diminuição populacional, assim pode constituir uma alternativa de exploração econômica que mereceria ser melhor investigada, tomando-se também o cuidado de analisar se não existiriam prejuízos à fauna associada.

Introdução

Em muitas florestas neotropicais, as palmeiras destacam-se pela abundância e riqueza de espécies, tanto no sub-bosque quanto nos estratos superiores. A grande abundância e diversidade das palmeiras nessas florestas indicam que são elementos de grande importância na estrutura e funcionamento dos ecossistemas (Durán & Franco 1992). Além de sua importância ecológica, o número de produtos básicos à subsistência humana é maior na família Arecaceae que em qualquer outra família de plantas (Bates 1988). Como exemplos, no Brasil, são muito conhecidas as palmeiras açai, *Euterpe oleracea* Mart., da qual se extraem frutos e palmito (Clement et al. 1999), e babaçu, *Attalea speciosa* Mart. ex Spreng., utilizada para a extração de óleo das sementes (Markley 1971).

Na década de 1980, a preservação da biodiversidade tornou-se uma preocupação da humanidade, tendo sido criado um grande número de áreas de preservação ecológica (Moreira 2000). No final da década de 1980 e início da de 1990 houve, entretanto, um aumento da pressão sobre os recursos naturais, deslocando as discussões para o uso de técnicas agrícolas sustentáveis (Pinard 1993, Moreira 2000). Face a esse panorama, cresceu a importância do conhecimento sobre a ecologia de populações naturais de plantas, como uma necessidade não só de fundamentar planos de manejo auto-sustentável como também de entender a ação dos principais fatores nas populações. Estudos de dinâmica populacional são importantes para o entendimento dos fatores que determinam as alterações numéricas ocorrentes entre as distintas fases do ciclo de vida dos organismos e, em consequência, do tamanho populacional (Silvertown 1987), podendo predizer mudanças em uma população sob diferentes pressões, tais como aquelas resultantes da exploração (Bernal 1998).

A palmeira *Syagrus romanzoffiana*, o jerivá, apresenta grande abundância em fragmentos de floresta paludícola no município de Campinas (Toniato et al. 1998), sendo uma das espécies que caracterizam esse tipo de floresta na região central do estado de São Paulo (Bernacci et al. 1998). Apesar da grande heterogeneidade das florestas ribeirinhas, principalmente se distantes

entre si (Oliveira Filho & Ratter 1995, Bernacci et al. 1998, Rodrigues & Nave 2000), o jerivá é uma das poucas espécies com constância considerável e tem ocorrido em mais da metade dos levantamentos feitos nesse tipo de floresta (Rodrigues & Nave 2000). Desde o sul até o centro-oeste do Brasil, é a palmeira mais freqüente na natureza e em cultivo (Noblick 1996), sendo uma das espécies de palmeiras indicadas pelo Instituto Agrônômico (1997) para a produção de palmito.

No Brasil, a maioria dos estudos para a produção de palmito em florestas nativas concentra-se na palmeira juçara, *Euterpe edulis* Mart. Suas populações diminuíram drasticamente em decorrência da exploração descontrolada, levando à promulgação de instrumento legal (Resolução SMA 16 de 21-6-94) para regulamentar a sua extração (Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo 1994). O jerivá pode ocorrer em áreas em que a juçara não ocorre e, numa mesma formação florestal, ocupa habitat distinto do ocupado pela juçara. Manejado dentro das formações florestais na ampla área de sua ocorrência, pode contribuir, de um lado, para a preservação (e eventualmente expansão) da cobertura florestal nativa e, de outro, para proporcionar lucro advindo de sua exploração nas reservas florestais de domínio privado, em áreas onde não ocorre a juçara, ou complementarmente à exploração da juçara. Contudo, para verificar a possibilidade da realização de um manejo sustentável, há necessidade de conhecimento ecológico prévio sobre as populações envolvidas no manejo, especialmente sobre a dinâmica, o crescimento e a manutenção da população.

Neste estudo, buscamos responder especificamente às seguintes questões: 1) qual a probabilidade de sobrevivência e progresso ou retrocesso de cada estágio ontogenético em uma população natural de jerivá? 2) se e como a estrutura populacional varia de um ano a outro e como seria a estrutura populacional projetado para o futuro, mantidas as condições atuais, na mesma população? Pretendemos também verificar como a eliminação de indivíduos, simulando a extração de palmito, poderia afetar a dinâmica populacional do jerivá, visando obter informações para o manejo da espécie.

Material e Métodos

O presente estudo foi desenvolvido na floresta paludícola que ocupa 15% dos cerca de 250 ha (Leitão Filho 1995) da Reserva Municipal de Santa Genebra (22°48'34"-22°50'13"S e 47°06'15"- 47°07'33"W), no município de Campinas, estado de São Paulo. A temperatura média anual é de 20,3°C e a precipitação média anual, 1409,5 mm (Mello et al. 1994). Na área paludosa, o relevo é ondulado, com declividade variando de 6 a 9% (Jener F. L. Moraes¹⁶, comunicação pessoal) e o solo, de acordo com o sistema brasileiro de classificação de solos (EMBRAPA 1999), é Gleissolo Háplico eutrófico textura média a argilosa (Hélio do Prado¹⁶, comunicação pessoal). Nessa área, o jerivá, *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, é abundante e as palmeiras adultas emergem acima do dossel da floresta, que atinge entre 12 e 15 m de altura.

O levantamento foi realizado nas mesmas parcelas estabelecidas por Silva-Matos et al. (1999), em uma área delimitada por dois eixos ortogonais de 100 m foram sorteadas, através de pares de números aleatórios, 100 parcelas de 5 x 5 m. No vértice superior esquerdo (em relação à interseção dos eixos) de cada parcela foi demarcada uma sub-parcela de 2 x 2 m. Na mesma população de jerivá, Bernacci et al. (capítulo 1) distinguiram os estádios ontogenéticos de plântula, com lâmina foliar inteira estreita (≤ 2 cm) e sem estipe aéreo; juvenil-fase 1, com lâmina foliar inteira larga e sem estipe aéreo; juvenil-fase 2, com lâmina foliar pinatissecta e sem estipe aéreo; imaturo, com lâmina foliar pinatissecta e estipe aéreo e sem raízes caulígenas aéreas; virgem, com lâmina foliar pinatissecta e raízes caulígenas e sem estruturas reprodutivas; reprodutivo, com lâmina foliar pinatissecta, raízes caulígenas e presença e ou vestígios de estruturas reprodutivas. Em 1993, plântulas e juvenis-fase 1 não foram distintos entre si, sendo chamados conjuntamente como infantes, e tal, como juvenis fase 2, foram amostrados apenas nas sub-parcelas de 2 x 2 m. Em 1994, juvenis (fases 1 e 2) foram amostrados no restante da área de cada parcela de 5 x 5 m.

¹⁶ Pesquisador Científico, Centro de Solos e Recursos Agro-Ambientais, Instituto Agronômico

Os indivíduos amostrados foram numerados, etiquetados e classificados quanto ao seu estágio ontogenético. A primeira coleta de dados (t_0) foi feita entre março e outubro de 1993. Durante abril e novembro de 1994, após 400 ± 3 dias da primeira amostragem, todas as 100 parcelas (e sub-parcelas) foram re-amostradas.

A estrutura de estádios da população em 1993 e em 1994 foi comparada através do um teste G (Sokal & Rohlf 1979). A densidade de plantas nas sub-parcelas de 4 m^2 (excluindo plântulas, amostradas apenas nesta unidade) e nas parcelas de 25 m^2 foi comparada através do teste de Kruskal-Wallis (Zar 1984).

Para o estudo demográfico, os dados foram transformados em densidade (por hectare) e usados para construir uma matriz de Lefkovitch, baseada em cinco estádios ontogenéticos. Caswell (1989) discutiu minuciosamente os modelos matriciais e suas premissas inerentes. Essencialmente, o estudo demográfico através do modelo matricial consiste em usar as probabilidades de transição de uma categoria a outra do ciclo de vida entre um período de tempo e o próximo, para descrever e projetar a dinâmica populacional através de uma matriz quadrada A e um vetor v . O vetor v define o número de indivíduos na população para cada estágio no tempo t . Quando a matriz é multiplicada pelo vetor v é possível obter o vetor populacional no tempo $t + 1$.

Foi utilizada uma probabilidade de mortalidade de 0,001 para os estádios em que nenhum indivíduo morreu e para a probabilidade de transição entre os estádios nos quais não foi observada transição no período de estudo (Piñero *et al.* 1984, Souza 2000). Quando se acompanha uma população de plantas perenes, como o jervá, por um tempo curto em relação à duração de seu ciclo de vida, corre-se o risco de não observar transições cujas probabilidades sejam muito baixas. O incremento reprodutivo ou fecundidade foi calculado dividindo-se o número de plântulas nascidas no período pelo número de indivíduos reprodutivos observados no tempo inicial (t_0). As sementes não foram quantificadas no presente estudo. Observações de campo e em laboratório mostraram que o jervá não constitui banco de sementes, que passam a não mais germinar depois de cerca de oito meses após a dispersão (queda no chão).

Para estimar o intervalo de confiança da taxa de crescimento finito da população (λ), foram realizadas 1000 repetições “bootstrap” a partir dos dados originais para unidades de 4 m², que foi a menor unidade de área amostral utilizada, construindo-se uma tabela de vida e uma matriz para cada repetição e resolvendo-a para λ (Alvarez-Buylla & Slatkin 1991, Souza 2000). A partir dos valores obtidos nas repetições “bootstrap”, o intervalo de confiança, utilizando o método de porcentagem corrigida, foi estimado (Meyer et al. 1986, Caswell 1989).

Foi realizado um teste de Kolmogorow-Smirnov para ajuste de distribuição (Sokal & Rohlf 1979) para determinar se a distribuição inicial de estádios era significativamente diferente da distribuição estável de estádios, ou seja, da distribuição projetada de estádios, assumindo as taxas de transição sob as condições ambientais iniciais e crescimento finito da população. A medida de sensibilidade indica quão importante é uma determinada taxa vital para o crescimento populacional. Entretanto, como as probabilidades de transição (que não podem exceder a 1) e de fertilidade (que não têm esta limitação) são medidas em diferentes escalas, as medidas de sensibilidade são difíceis de interpretar (Caswell 1989). Para superar esta dificuldade, foi introduzido o conceito de elasticidade, que é uma medida de sensibilidade proporcional (Caswell 1989). A interpretação dos valores de elasticidade tem, entretanto, limitações (Matos & Silva Matos 1998). Neste estudo, calculamos a elasticidade a partir da matriz de estádios.

Para avaliar o impacto de uma possível exploração de palmito na população estudada, a eliminação de diferentes proporções de indivíduos de diversos estádios (Pinard 1993, Olmsted & Alvarz-Buylla 1995, Bernal 1998) foi simulada, calculando-se os intervalos de confiança para λ em cada situação. Foi considerada a exploração dos maiores indivíduos estágio juvenil, ou seja, de forma semelhante àquela que ocorre com a guaríroba, *Syagrus oleracea* Mart. (Marilene L.A. Bovi¹⁷, comunicação pessoal), da qual é predominantemente aproveitado o palmito caulinar, explorando-se as plantas de grande diâmetro, mas ainda sem o estipe visível. Para o jerivá,

¹⁷ Pesquisador Científico, Centro de Horticultura, Instituto Agronômico

assumiu-se que a eliminação de indivíduos de um determinado estágio afetaria nas mesmas proporções as transições envolvendo aquele estágio.

Devido à possível utilização das sementes de jerivá para cultivo e exploração de palmito em outras áreas, a extração de sementes foi simulada através da alteração da probabilidade de reprodução.

Resultados

Estrutura da população e crescimento individual

Não houve diferença significativa ($G = 1,198$, $p = 5\%$, $g.l. = 4$) na estrutura de estádios entre as amostras tomadas em 1993 e em 1994. Nas duas amostras, os infantes representaram a maior proporção da população, 0,875 (em 1993) e 0,901 (em 1994), enquanto virgens constituíram a menor parte, representando as frações de 0,004 e 0,003 (em 1993 e 1994, respectivamente) da população (figura 1). A proporção de indivíduos em cada amostra foi progressivamente decrescente a partir dos infantes até o estágio virgem, ocorrendo um aumento na proporção de indivíduos no estágio reprodutivo (figura 1). A maior diferença absoluta nas transições entre estádios consecutivos ocorreu entre o número de infantes e de juvenis-fase 2 (figura 1). Entretanto, juvenil – fase 2 apresentou 15 vezes o número de indivíduos do estágio imaturo em 1993 e 14 vezes em 1994, enquanto infantes apresentaram apenas 9 vezes o número de indivíduos do estágio juvenil - fase 2 em 1993 e 12 vezes em 1994.

Ciclo de vida e modelo matricial

Em 1994, nas sub-parcelas de 4 m², excluindo plântulas, foram amostradas entre 0 e 7 plantas (0 a 17.500 plantas/ha), com uma densidade média de 2.125 ± 347 , enquanto nas parcelas de 25 m², foram amostradas entre 0 e 27 plantas (0 a 10.800 plantas/ha), com uma densidade média de $1.848 \pm 220,4$ plantas/ha. As diferenças de densidade nas sub-parcelas

em relação às nas parcelas não foram significativas, em 1994 ($U = 4262,5$; g.l. = 2; $n = 200$; $p = 0,064$).

No período de estudo, observamos que os indivíduos sobreviventes podiam permanecer no mesmo estágio, regredir a um estágio anterior, ou progredir para um estágio posterior (Figura 2). Em cada estágio, a maior parte dos indivíduos sobreviveu sem progredir para o estágio posterior ou regredir ao anterior. A menor proporção de permanência no mesmo estágio ocorreu para os infantes (0,663), entre os quais ocorreu transição por progresso de 0,013 e a maior proporção de mortes observada (0,324). Nos estádios imaturo, virgem e reprodutivo, não foram observadas mortes, nem transições e, por isso, assumimos o valor de 0,001 para a proporção de mortes e de transições, assim, a proporção de permanência em cada estágio ficou em 0,998 (Figura 2). De acordo com os valores de transição observados, o tempo de permanência no estágio infante correspondeu a cerca de três anos e em juvenil-2 a cerca de oito anos.

Entre juvenil-fase 2 e infante, o retrocesso (0,028) foi proporcionalmente maior (Figura 2) que o progresso (0,013). Em números absolutos, entretanto, ocorreu o contrário, pois os infantes eram muito mais numerosos. Considerando uma área de um hectare, 128 infantes teriam progredido a juvenil-fase 2, enquanto apenas 28 juvenis-fase 2 regrediriam a infantes. Entre os juvenis-fase 2, o retrocesso a infantes foi maior que o progresso a imaturos (Figura 2).

A taxa de crescimento finito da população (λ) foi de 1,001658, não significativamente diferente de 1 ($p = 5\%$, intervalo de confiança de 0,999044 a 1,010253), o que implica que a população não deve apresentar crescimento numérico ao longo do tempo. A estrutura de estádios não deve alterar-se em relação à estrutura inicial de estádios ($p = 1\%$, $d_{\text{máximo}} = 0,0889 < D = 0,0904$). A estrutura estável de estádios mostrou maior diferença entre infantes e juvenis-fase 2, tal como nas estrutura observada tanto em 1993 (Figura 1), quanto em 1994, mantendo um formato de J invertido. Entretanto na estrutura estável, os infantes, apesar de

representarem uma proporção menor da população em relação a 1993 e 1994, representam 13 vezes o número de juvenil fase 2, diferença não superada por juvenil fase 2 em relação a imaturo, diferentemente do observado em 1993 e 1994. Além da diminuição relativa de juvenil fase 2, na estrutura estável foi previsto aumento relativo dos estádios imaturo, virgem e diminuição de reprodutivo (Figura 1).

A variável mais importante na taxa de crescimento da população de jervá foi a estase (sobrevivência e permanência no mesmo estágio), somando 99% da elasticidade total. Entretanto, os valores de elasticidade para estase foram grandes apenas para os indivíduos com estipe, para os quais as transições e mortes foram assumidamente baixas. Nos infantes e juvenis-2 a estase não atingiu 1%. A elasticidade para reprodução também foi baixa e inferior a 1% (Tabela 1).

A remoção simulada dos indivíduos da população para extração de palmito ocasionou a diminuição da taxa de crescimento finito da população (λ) a valores significativamente menores que 1, ou seja, implicaram em decréscimo da população, mesmo quando a eliminação atingia porcentagens bastante pequenas da população (Tabela 2). O decréscimo na taxa de crescimento finito da população foi menor para a extração simulada de palmito a partir de imaturos (Tabela 2). A extração simulada de sementes teve impacto muito menor na população do que a extração de palmito (Tabela 2).

Discussão

Caso as condições se mantiverem as mesmas do período (1993-1994) na qual foi estudada, a população do jervá não deve ter um aumento numérico, na floresta paludícola da Reserva Santa Genebra. Esta ausência de crescimento populacional, entretanto, não exclui totalmente a possibilidade de extração econômica de indivíduos da população, por exemplo para a exploração de palmito. No entanto, o número de indivíduos que poderia ser extraído da população é pequeno. Resultados semelhantes foram obtidos por Olmsted & Alvarez-Buylla (1995) para a

palmeira *Coccothrinax readii*. Além do número de indivíduos de jerivá que poderiam ser extraídos para aproveitamento do palmito ser pequeno, o que poderia não ser viável economicamente, a exploração dos maiores indivíduos (a partir de imaturo) seria diferente daquele que ocorre para a guariroba, para a qual ocorre aproveitamento do palmito caulinar, e assemelharia-se àquela da juçara, para a qual ocorre aproveitamento apenas do palmito foliar (Marilene L.A.Bovi, comunicação pessoal).

Olmsted & Alvarez-Buylla (1995) observaram que podem ocorrer variações anuais os parâmetros populacionais, assim acompanhamentos curtos da população, como foi o nosso caso, podem não ser suficientes para uma boa avaliação da dinâmica populacional e o crescimento previsto poderia ser uma superestimativa da população. Por questão de precaução, Olmsted & Alvarez-Buylla (1995) recomendaram exploração em nível menor do que o aquele que poderia ser realizado de acordo com os estudos realizados, apesar do inverso também poder ocorrer, ou seja o crescimento populacional pode ser subestimado.

Foi previsto que a estrutura estável de estádios não deve apresentar alteração significativa em relação à estrutura inicial e deve continuar apresentando um formato de J invertido, com uma grande concentração de indivíduos no estádio inicial. Silva-Matos et al. (1999) relacionaram o formato de J invertido a populações vegetais onde há um forte efeito dependente da densidade. Bernacci et al. (capítulo 3) mostraram alguns resultados que indicaram a existência de mortalidade dependente da densidade na população estudada de jerivá. Tal observação permite concordar com as conclusões de Silva-Matos et al. (1999) a respeito da relação entre a dependência da densidade e a distribuição de estágios ontogenéticos na população.

Apesar da estase de reprodutivo ter sido a variável, na estrutura estável foi prevista uma pequena diminuição relativa na contribuição do estádio na população, enquanto que para imaturo e virgem foram previstos aumentos relativos. Os altos valores de estase observados, entretanto, foram, ao menos em parte, decorrentes de não terem sido observadas mortalidade nem transições para os estádios, no período, que pode ter sido curto. A estase de juvenil-2 foi maior do que a de

infantes e supomos que um aumento progressivo na estase deve ocorrer também em relação aos outros estádios, ou seja, supomos que a estase deve ser maior para reprodutivo. Em função da maior proporção de reprodutivos do que virgens na população, nos anos estudados, supomos que a transição de virgens a reprodutivo deve ser maior do que entre imaturos e virgens. Bernacci et al. (capítulo 3) verificaram que a transição, com progresso na ontogenia, era menor próximo aos indivíduos grandes e que houve tendência da mortalidade ser dependente da densidade. Entretanto, o modelo matricial não leva em conta a dependência da mortalidade ou proximidade entre os indivíduos, isto talvez possa contribuir para explicar o relativo aumento proporcional de imaturos, virgens e reprodutivos previsto na distribuição estável de estádios da população.

A ausência de alteração significativa na estrutura de estádios e o crescimento populacional indistinto de 1 indicam que a população de jerivá está próxima do equilíbrio, não devendo ocorrer aumento ou diminuição da população. As populações podem estar em equilíbrio, tanto em florestas contínuas, sem exploração (Olmsted & Alvarez-Buylla 1995) ou mesmo com exploração (Pinard 1993), quanto em fragmentos (Silva-Matos et al. 1999, Souza 2000), ou não estarem em equilíbrio, mesmo em floresta contínua, apresentando, por exemplo, crescimento populacional (Bernal 1998). Fragmentos pequenos e isolados tendem a sofrer perda de espécies (Metzger et al. 1997, Bernacci et al. 1998). O fragmento da Reserva Santa Genebra é um dos poucos fragmentos que podem ser considerados grandes em Campinas, e além disto, encontra-se praticamente contínuo a quatro outros fragmentos que apresentam floresta paludícola (Toniato 1998). Em fragmentos grandes e conectados a perda de espécies é menor (Metzger et al. 1997, Bernacci et al. 1998) e é possível que estas condições possibilitem a manutenção do equilíbrio populacional, pelo menos em algumas das espécies, tal como no caso do jerivá.

Para a transição aos estádios posteriores, o jerivá necessita de níveis mais elevados de luz (Bernacci et al. capítulo 3), assim, é possível que em fragmentos menores, onde o efeito de borda é maior, possa sobreviver e apresentar crescimento populacional. Próximo ao

entroncamento entre as rodovias Anhangüera e Washington Luiz, existe um fragmento florestal paludícola onde o jerivá é extremamente abundante (observação pessoal). Apesar de ocorrerem perdas de espécies com a fragmentação, nem todas as espécies arbóreas sofrem efeitos negativos com a fragmentação da vegetação ou com o aumento de clareira ou efeito de borda, podendo aumentar numericamente, tal como ocorre com as espécies pioneiras (Metzger et al. 1997, Whitmore 1997). Svenning (1998) observou, que no ambiente de floresta umbrófila, entre cinco espécies de palmeiras estudadas, duas foram negativamente afetadas enquanto duas outras espécies foram positivamente afetadas e uma outra não foi afetada devido à intervenção humana moderada resultante da fragmentação da floresta.

No jerivá, a estase foi a variável com os maiores valores de elasticidade, tal como ocorre, no geral, entre as plantas, especialmente nas espécies arbóreas (Silvertown et al. 1993). A transição entre os estádios sucessivos teve pequeno valor de elasticidade na população estudada, possivelmente em decorrência das características deste fenômeno na população estudada. Bernacci et al. (capítulo 3) sugeriram a necessidade de níveis progressivamente maiores de luz para a transição aos estádios sucessivos do jerivá. O aumento progressivo de luminosidade em condições naturais seria possível apenas com a criação de clareiras dentro da floresta.

Como as transições tiveram pequeno valor na elasticidade para a população total de jerivá, isto em certa medida implica em valor pequeno de elasticidade também para a reprodução, já que esta equivale a um tipo especial de transição (de reprodutivos a plântulas). Silvertown et al. (1993) verificaram que tanto a elasticidade da fecundidade quanto a do crescimento (progresso) estavam correlacionadas com os valores de λ , ou seja, a fecundidade e crescimento parecem variar em um mesmo sentido. No jerivá, a reprodução teve um dos menores valores de elasticidade. Em geral, a reprodução tem os menores valores de elasticidade, entre os vegetais, mesmo entre as ervas, para as quais a germinação

tem valores de elasticidade maiores do que nas espécies arbóreas, entretanto, menores do que os da elasticidade para o crescimento (ou progresso na ontogenia) (Silvertown et al. 1993). Embora as sementes de jerivá germinem e as plântulas sobrevivam em condições de sombreamento dentro da mata, a necessidade de condições especiais (clareiras) para o progresso entre os estádios do jerivá limita a importância da reprodução. Entre as plantas lenhosas, os arbustos que habitam áreas abertas têm valores de elasticidade mais elevados para germinação e crescimento (Silvertown et al. 1993).

A ocorrência de retrocesso entre os estádios de juvenil 2 e infate do jerivá não deve ser um fenômeno biológico particular da espécie ou das palmeiras. Souza (2000) constatou a ocorrência de retrocesso entre os estádios da palmeira *Attalea humilis* Mart. ex. Spreng. em fragmentos da Floresta Ombrófila Densa, no estado de Rio de Janeiro. Silvertown et al. (1993), analisando um conjunto de dados demográficos publicados por diferentes autores (21 espécies lenhosas e 45 herbáceas perenes), não constataram a ocorrência de retrocesso nas espécies lenhosas analisadas, incluindo palmeiras. Silvertown et al. (1993) não adotaram estádios ontogenéticos na estruturação das populações, mas sim classes de diâmetro do caule para definir estádios. A ausência de retrocesso nas espécies lenhosas, tal como observado por Silvertown et al. (1993), não deve ser uma característica das espécies lenhosas, diferenciando-as das herbáceas e sim um artifício do método empregado para estruturar as populações, pois o caule, a não ser por um dano mecânico, normalmente não diminui de diâmetro. Mesmo quando a planta tem piores condições de crescimento, por excesso de frio ou seca, por exemplo, o câmbio produz menor quantidade de tecidos condutores (Esau 1977), mas o diâmetro do caule aumenta continuamente, embora possa ocorrer uma diminuição da proporção dos tecidos vivos em relação aos tecidos inertes. Gandolfi (2000), considerando a altura dos indivíduos, observou crescimento negativo nas fases iniciais de desenvolvimento de várias espécies lenhosas, em uma floresta estacional.

Não foi possível conhecer, no campo, a longevidade do estágio de plântula no jerivá, mas observou-se que a maioria dos infantes sobrevive e não muda de estágio por mais de um ano e que o tempo de permanência, de acordo com a taxa de transição observada, é de cerca de três anos. Nas palmeiras, o estágio de plântula pode ser bastante longo. Por exemplo, Clancy & Sullivan (1988) observaram que o estágio de plântula em *Rhapidophyllum histrix* (Pursh) H.A.Wendl. & Drude, em casa de vegetação, durou cerca de três anos e meio. Pode-se considerar como sendo uma característica do jerivá constituir banco de plântulas, já que a categoria mais numerosa e com longo tempo de persistência na população foi a dos indivíduos de folha inteira, na qual as plântulas estão incluídas.

De acordo com Kageyama & Viana (1991), as espécies pioneiras caracterizam-se por necessitarem de clareira para a germinação de seus propágulos e suas plântulas não sobrevivem fora desta condição. Como a semente do jerivá germina em condições de sombreamento, a espécie não pode ser considerada pioneira, tal como classificada por Lorenzi (1992) e Bovi (1998), de acordo com o critério de Kageyama & Viana (1991). De acordo com esses critérios, o jerivá pode ser classificado como intermediário entre oportunista de clareiras, por necessitar de clareiras para crescer, e tolerante à sombra, por sobreviver por um longo período sob sombreamento e iniciar a reprodução apenas quando atinge o dossel, passando a receber sol direto, estes aspectos do ciclo de vida do jerivá evidenciam os resultados obtidos por Bernacci et al. (capítulo 1) de que cada estágio ontogenético apresenta particularidades, inclusive em relação às necessidades ecológicas.

Nem todos os indivíduos em condições de se reproduzirem (indivíduos reprodutivos – Bernacci et al. capítulo 1) o fizeram durante os dois anos de estudo. Alguns se reproduziram no primeiro ano, mas não no segundo, enquanto outros não se reproduziram no primeiro ano, mas o fizeram no segundo. Este tipo de ocorrência foi observado em outras espécies de palmeiras, tal como *Butia capitata* (Rosa 1998), sendo justificada como decorrente da realocação de recursos entre o crescimento ou manutenção e reprodução. Os recursos

disponíveis para uma planta podem ser limitados pela competição com outros indivíduos da espécie, assim, indivíduos que ocorrem próximos entre si podem prejudicar-se mutuamente, levando à ausência de reprodução em um período (Bernacci et al capítulo 3). O padrão de distribuição é então um aspecto importante podendo estar relacionado à partilha de recursos pela planta. Entre os jerivás que deixaram de se reproduzir em um dos períodos de observação, dois tinham altura, no geral, menor do que os outros indivíduos reprodutivos (Bernacci et al. capítulo 1), sendo que em outras palmeiras, tais como *Acrocomia aculeata* (Scariot et al. 1995) e *Butia capitata* (Rosa 1998), a fecundidade mostrou-se diretamente correlacionada com o tamanho.

A extração de plantas do jerivá para a exploração de palmito pode não ter um retorno econômico satisfatório, em áreas com condições semelhantes às da floresta em que foi desenvolvido este estudo, já que seria possível extrair um número pequeno de indivíduos. Entretanto, a extração de sementes para possibilitar o cultivo da planta em áreas agrícolas, para produção de palmito ou para produção de mudas para arborização ou recuperação ambiental, teria muito pouco efeito na população de palmeiras e poderia ser mais viável economicamente, mas seriam necessários estudos para verificar o efeito da extração experimental de sementes e se não poderiam ocorrer prejuízos à fauna associada ao jerivá, notadamente os dispersores.

A partir dos resultados obtidos por Bernacci et al. (capítulo 3), a dispersão das sementes do jerivá distante dos indivíduos reprodutivos, pode representar maiores possibilidades de transição e progresso na ontogenia, ou seja, que as plantas se desenvolvam com maior sucesso, possivelmente porque os indivíduos grandes limitam a entrada de luz na floresta. Em relação ao manejo, a recuperação da fauna responsável pela dispersão (Bernacci et al capítulo 3) ou uma dispersão induzida das sementes do jerivá para áreas mais abertas dentro do fragmento florestal seriam alternativas que poderiam contribuir no sentido de facilitar o progresso na ontogenia. A dispersão das sementes para áreas não

alagadas pode representar aumento na germinação do jerivá (Bernacci et al. capítulo 3). Como apenas as plantas do jerivá que apresentam um determinada relação alométrica tendem a sobreviver e progredir na ontogenia (Bernacci et al. capítulo 2), a eliminação dos indivíduos que fogem do padrão poderia diminuir a competição intra-específica, favorecendo os indivíduos selecionados. Se o progresso ontogético do jerivá requer níveis progressivamente elevados de luminosidade, tal como discutido por Bernacci et al. (capítulo 1 e 3), ainda uma outra possibilidade para manejar o jerivá poderia ser o desbaste do sub-bosque ou a eliminação de algumas árvores, aumentando o número de áreas iluminadas e acelerando o crescimento e reprodução da espécie. Esses tipos de manejo propostos para o jerivá, entretanto, ainda devem ser testados, verificando-se a viabilidade econômica e os impactos na floresta.

Agradecimentos – Gostaríamos de deixar expressos nossos agradecimentos a Alexandre F. Souza pelas sugestões e pela possibilidade de utilização do programa de computador para as análises de replicação de □, desenvolvido por Paulo F. de Souza.

Referências Bibliográficas

- ALVAREZ-BUYLLA, E.R. & SLATKIN, M. 1991. Finding confidence limits on population growth rates. *TREE* 6: 221-224.
- BATES, D.M. 1988. Utilizations pools: a framework for comparing and evaluating the economic importance of palms. In: BALICK, M.J. (ed.) *The palm – tree of life: biology, utilization and conservation*. New York: The New York Botanical Garden. P. 56-64.
- BERNACCI, L.C., GOLDENBERG, R. & METZGER, J.P. 1998. Estrutura florística de 15 fragmentos florestais ripários na Bacia do Jacaré-Pepira (SP). *Naturalia* 23: 23-54.

- BERNACCI, L.C., MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. Estrutura de estádios ontogenéticos numa população da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). (capítulo 1)
- BERNACCI, L.C., MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. Relações entre altura e diâmetro no desenvolvimento ontogenético em uma população nativa de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). (capítulo 2)
- BERNACCI, L.C., MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. Padrão espacial de uma população de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae) em um fragmento florestal no sudeste do Brasil. (capítulo 3)
- BERNAL, R. 1998. Demography of the vegetable ivory palm *Phytelephas seemanii* in Colombia, and the impact of seed harvesting. *Journal of Applied Ecology* 35: 64-74.
- BOVI, M.L.A. 1998. Palmito-jerivá: *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassm. In Fahl, J.I., Camargo, M.B.P., Pizzinato, M.A., Betti, J.A. Melo, A.M.T., DeMaria, I.C. & Furlani, A.M.C. (eds.) Instruções agrícolas para as principais culturas econômicas (Boletim 200): 262-263. Instituto Agronômico, Campinas.
- CASWELL, H. 1989. Matrix population models. Sinauer Associates, 328pp, Sunderland.
- CLANCY, K.E. & SULLIVAN, M.J. 1988. Some observations on seed germination, the seedling, and polyembryony in the needle palm *Rhapidophyllum hystrix*. *Principes* 32(1): 18-25.
- CLEMENT, C.R., CLAY, J.W. & SAMPAIO, P.T.B. (eds.) 1999. Biodiversidade amazônica: exemplos e estratégias de utilização. Programa de Desenvolvimento Empresarial e Tecnológico-INPA
- DURAN, R. & FRANCO, M. 1992. Estudio demográfico de *Pseudophoenix sargentii*. *Bull. Inst. fr. études andines* 21(2): 609-621.
- EMBRAPA – Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária. 1999. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. 412pp, Rio de Janeiro.

- ESAU, K. 1977. *Anatomy of seed plants*, 2nd. edition. John Wiley & Sons, 550pp, New York.
- GANDOLFI, S. 2000. *História natural de uma floresta estacional semidecídua no município de Campinas (São Paulo, Brasil)*. Tese de Doutorado, IB-UNICAMP, 520pp, Campinas.
- INSTITUTO AGRONÔMICO. 1997. *Cultivares elite*. Instituto Agrônômico, 57pp, Campinas.
- KAGEYAMA, P.Y. & VIANA, V.M. 1991. *Tecnologia de sementes e grupos ecológicos de espécies arbóreas tropicais*. In São Paulo, *Anais do II Simpósio Brasileiro sobre Tecnologia de Sementes Florestais*. Instituto Florestal, Série Documentos, 319pp, São Paulo.
- LORENZI, H. 1992. *Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. Instituto Plantarum, 368pp, Nova Odessa.
- MARKLEY, K.S. 1971. The babassú oil palm of Brazil. *Economic Botany* 25(3): 267-304.
- MATOS, M.B. & SILVA-MATOS, D.M. 1998. Mathematical constraints on transition matrix elasticity analysis. *Journal of Ecology* 86: 706-708.
- MELLO, M.H.A., PEDRO JR., M.J., ORTOLANI, A.A. & ALFONSI, R.R. 1994. *Chuva e temperatura: cem anos de observações em Campinas*. Instituto Agrônômico, Boletim Técnico 154, 48pp, Campinas.
- METZGER, J.P., BERNACCI, L.C. & GOLDENBERG, R. 1997. Pattern of tree species diversity in riparian forest fragments with different widths (SE Brazil). *Plant Ecology* 133: 135-152.
- MEYER, J.S., INGERSOLL, C.G., McDONALD, L.L. & BOYCE, M.S. 1986. Estimating uncertainty in population growth rates: jackknife vs. bootstrap techniques. *Ecology* 67(5): 1156-1166.
- MOREIRA, A.C.C. 2000. *Reserva Extrativista do Bairro Mandira: a viabilidade de uma incerteza*. Annablume/FAPESP, 184pp, São Paulo.
- NOBLICK, L. R. 1996. *Syagrus*. *The Palm Journal* 126: 12-46.

- OLIVEIRA FILHO, A. & RATTER, J.A. 1995. A study of the origin of Central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh J. Bot.* 52: 141-194.
- OLMSTED, I. & ALVAREZ-BUYLLA, E.R. 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in México. *Ecological Applications* 5: 487-500.
- PINARD, M. 1993. Impacts of stem harvesting on populations of *Iriartea deltoidea* (Palmae) in a Extrative Reserve in Acre, Brazil. *Biotropica* 25(1): 2-14.
- PIÑERO, D., MARTINEZ-RAMOS, M. & SARUKHÁN, J. 1984. A population model of *Astrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-991.
- RODRIGUES, R.R. & NAVE, A.G. 2000. Heterogeneidade florística das matas ciliares. In Rodrigues, R.R. & Leitão Filho, H.F. *Matas ciliares: conservação e recuperação*: 45-71. Edusp, SP.
- ROSA, L., CASTELLANI, T.T. & REIS, A. 1998. Biologia reprodutiva de *Butia capitata* (Martius) Deccari var. *odorata* (Palmae) na restinga do município de Laguna, SC. *Revta brasil. Bot.* 21(3): 281-287.
- SCARIOT, A., LLERAS, E. & HAY, J.D. 1995. Flowering and fruiting phenologies of the palm *Acrocomia aculeata*: patterns and consequences. *Biotropica* 27(2): 168-173.
- SECRETARIA DE ESTADO DO MEIO AMBIENTE. 1994. Resolução SMA 16 de 21-6-94. *Diário Oficial do Estado* 104 (113): 37.
- SILVA-MATOS, D.M., FRECKLETON, R.P. & WATKINSON, A.R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80(8): 2635-2650.
- SILVERTOWN, J.W. 1987. *Introduction to plant population ecology*. 2nd. ed.; Longman, 229pp, London.

- SILVERTOWN, J.K., FRANCO, M., PISANTY, I. & MENDOZA, A. 1993. Comparative plant demography: relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1979. *Biometria - principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume, 832pp, Madrid.
- SOUZA, A.F. 2000. Aspectos da dinâmica de populações da palmeira *Attalea humilis* Mart. ex. Spreng. em fragmentos de Floresta Atlântica sujeitos ao fogo. Dissertação de Mestrado, IB-UNICAMP, 194 pp, Campinas.
- 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(12): 1529-1537.
- TONIATO, M.T.Z., LEITÃO FILHO, H.F. & RODRIGUES, R.R. 1998. Fitossociologia de um remanescente de floresta higrófila (mata de brejo) em Campinas, SP. *Revta brasil. Bot.* 21(2): 197-210.
- WHITMORE, T.C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. In Laurance, W.F. & Bierregaard, R.O. *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*: 3-12. University of Chicago, Chicago.
- ZAR, J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. 2 ed. Prentice Hall, 717pp, New Jersey.

Tabela 1. Elasticidade para a população da palmeira nativa *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, jerivá, entre 1993 e 1994, na Reserva Santa Genebra, Campinas, SP. IN infante; J2 juvenil fase 2; I imaturo; V virgem; R reprodutivo.

Estase		Progresso		Retrocesso		Reprodução	
IN	0,21%	IN → J2	0,001%				
J2	0,514%	J2 → I	0,107%	IN ← J2	0,108%		
I	29,310%	I → V	0,107%				
V	29,310%	V → R	0,107%				
R	40,277%					R → IN	0,107%
TOTAL	99,432%		0,322%		0,108%		0,107%

Tabela 2. Intervalos de confiança, através do método de porcentagem corrigida, ao nível de 5% de significância para a taxa de crescimento finito da população (λ), simulando a extração de diferentes proporções de indivíduos na população da palmeira nativa *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, jerivá, entre 1993 e 1994, na Reserva Santa Genebra, Campinas, SP. Em negrito estão assinaladas as proporções e o número de indivíduos/ha que seria possível extrair sem que possa ocorrer declínio populacional. J2 juvenil fase 2, I imaturo, V virgem, R reprodutivo, no, número

estádio extração	J2 + I + V + R			I + V + R			sementes
	no. indivíduos extraídos/ha			no. indivíduos extraídos/ha			
5%	0,944754	J2	40,0				
	^a	I	2,6				
	0,994819	V	1,6				
		R	6,4				
10%				0,869676	I	5,2	
				^a	V	3,2	
				1,002173	R	12,8	
15%				0,798633	I	7,8	
				^a	V	4,8	
				0,980091	R	19,2	
90%							0,994368
							^a 1,028472

Figura 1. Estrutura de estádios da população de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, jervá, em 1993 e 1994 e estrutura estável de estádios, na área de floresta paludícola da Reserva Santa Genebra, Campinas-SP.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Através do presente estudo, constatamos a possibilidade de distinguir estádios ontogenéticos em uma população de jerivá. Foram reconhecidos seis estádios pós-germinativos: plântula, juvenil fase 1, juvenil fase 2, imaturo, virgem e reprodutivo, que apresentaram características morfológicas e propriedades distintas. Houve sobreposição de tamanhos entre os estádios. Entretanto, o tamanho médio foi progressivamente maior e os estádios diferiram em relação ao diâmetro médio (exceto entre os estádios virgem e reprodutivo), em relação à altura média, em relação ao comprimento médios de folhas, nos estádios estudados (plântula, juvenil fase 1 e juvenil fase 2), e em relação ao número médio de folhas (exceto ente juvenil fase 1 e juvenil fase 2). A taxa de produção de folhas não apresentou um padrão simples, tendo diminuído em juvenil fase 2 e voltado a aumentar nos estádios virgem e reprodutivo. (Bernacci et al capítulo 1)

As relações alométricas entre o diâmetro (D) do colo e a altura (H) da planta variaram ao longo da ontogênese. Nos estádios com estipe (imaturo, virgem e reprodutivo), a reta alométrica não diferiu significativamente do modelo de similaridade geométrica ($H = k.D$). Nos demais estádios, a altura foi maior que a prevista pelo modelo, provavelmente porque as plantas tivessem pequena altura, estivessem protegidas contra ventos no sub-dossel da floresta, o pecíolo tivesse duração relativamente curta e houvesse eliminação dos indivíduos mais distantes do padrão alométrico do estádio. Indivíduos que morreram no período de estudo tinham relação alométrica diferente dos que sobreviveram. No geral, os valores de r^2 foram baixos e aumentaram entre os estádios consecutivos. A relação diâmetro/altura aumentou durante a ontogênese. O jerivá apresentou a reta alométrica com a maior inclinação ($b = 1,10$) encontrada até hoje para as palmeiras com estipe, possivelmente em decorrência de sua posição de emergente no perfil vertical da floresta. (Bernacci et al capítulo 2)

Figura 2. Diagrama do ciclo de vida observado entre 1993 e 1994 na população nativa da palmeira *Syagrus romanzoffiana* na área de floresta paludícola da Santa Genebra. □ Sobrevivência e permanência no mesmo estágio (estase). Em negrito estão os valores da matriz de transição. Entre parênteses estão os números de indivíduos inicial, considerando-se as subparcelas de 4 m².

A população estudada apresentou padrão de distribuição espacial agregado, entretanto, a partir do estágio juvenil 2, em 1993, ou do estágio imaturo, em 1994, o padrão espacial alterou-se para aleatório. Observou-se, ainda, que os nascimentos tinham distribuição agregada, o que implica que as plântulas também se distribuam agregadas. Contudo, constatou-se que a mortalidade era maior próximo aos indivíduos maiores e que a transição, aos estágios posteriores, era menor próximo a estes indivíduos maiores, possivelmente em função da necessidade de níveis progressivamente maiores de luz para a transição aos estágios progressivamente mais adiantados. Assim, a atuação de dispersores pode aumentar as possibilidades de sobrevivência e transição na população estudada. Apesar do jerivá ser uma planta de ocorrência preferencial em floresta paludícola ocorreram mais nascimentos em áreas menos alagadas e não houve uma concentração de indivíduos em relação a um determinado grau de umidade do solo dentro da floresta estudada. (Bernacci et al capítulo 3)

A densidade populacional e a estrutura de estágio não variaram significativamente durante o período de estudo, tendo sido utilizado um modelo matricial para determinar o crescimento populacional. A população apresentou $\lambda = 1,001658$, que não se mostrou significativamente diferente de 1, através de simulações "bootstrap" e a estrutura de estágios observada não variou daquela prevista como estável. A extração simulada, mesmo em pequena intensidade, de plantas para exploração de palmito indicou um decréscimo populacional, mas a extração de sementes poderia ocorrer com grande intensidade, podendo ser uma alternativa de exploração econômica, necessitando-se de estudos complementares para verificar se não podem ocorrer prejuízos à fauna associada, notadamente dispersores. (Bernacci et al capítulo 4)

Através das análises e inferências realizadas podemos propor um esquema dos processos envolvidos no ciclo de vida do jerivá, com base na população estudada (Bernacci et al capítulos 1-4). Este esquema é simplificado, de acordo com o princípio de parcimônia

também usado por Barot et al. (1999) e Souza (2000), e inclui uma série de hipóteses que podem ser testadas através de experimentos planejados.

1) Devido à escassez de dispersores na Reserva Santa Genebra, a maioria das sementes de jerivá é dispersa próximo à planta-mãe;

2) As sementes de jerivá germinam próximo à planta-mãe, em condições de sub-bosque, e embora locais muito alagados inibam a germinação do jerivá, constituem-se agregados de plântulas;

3) A proximidade à planta-mãe implica em maior mortalidade, sendo eliminados os indivíduos de menor tamanho e aqueles cuja relação alométrica foge do padrão característico de seu estágio ontogenético, o que leva à diminuição da densidade dos agregados;

4) O jerivá pode sobreviver por longo período em situação de sub-bosque, entretanto, deve necessitar de níveis cada vez mais elevados de luminosidade para crescer avançando na ontogenia e passando por alteração do tipo foliar e posteriormente desenvolvendo o estipe, o que deve ocorrer apenas quando as condições de luminosidades são elevadas, tal como em aberturas do dossel ou em clareiras, que são eventos de ocorrência aleatória e que podem ser responsáveis pela alteração do padrão espacial nos estádios posteriores do jerivá;

5) À medida que crescem e atingem maior altura os indivíduos de jerivá têm acesso a níveis mais constantes de luminosidade e tornam-se relativamente menos variáveis quanto à forma (relação entre o diâmetro e altura). Entretanto, devido à ocorrência esporádica de sítios mais iluminados dentro da floresta, o desenvolvimento do jerivá é lento e os indivíduos tendem a permanecer no mesmo estágio;

6) Devido ao lento desenvolvimento do jerivá, nas condições da floresta paludícola estudada, a possibilidade de extração de indivíduos para exploração de palmito implica em decréscimo populacional, pondo em risco a manutenção da espécie na área;

7) Ao atingirem os maiores tamanhos, as plantas obtêm condições de se reproduzirem e embora nem todos os indivíduos reproduzam-se em todos os anos, a produção anual de sementes e o conseqüente incremento de novos indivíduos na população atingem grandes valores, de tal forma que a extração de sementes da população deve ter pouco efeito na dinâmica populacional.

Embora a palmeira juçara, *Euterpe edulis* Mart., produza o palmito de melhor qualidade, devido à exploração descontrolada suas populações diminuíram drasticamente, o que levou à promulgação de instrumento jurídico (Resolução SMA 16 de 21-6-94) para regulamentar a sua extração (Secretaria do Meio Ambiente do Estado de São Paulo 1994). O crescimento das populações nativas da palmeira, a existência de uma estrutura insuficiente de controle e fiscalização, a demanda pelo mercado e o alto nível de desemprego atual contribuem para que a legislação não seja cumprida e ocorra exploração clandestina da juçara, colocando a espécie novamente em perigo. Como o jerivá produz palmito de boa qualidade (Instituto Agrônômico 1997) e pela diversificação dos palmitos ofertados, e aprovados, para consumo, as populações nativas da espécie também correm o risco da exploração clandestina.

Pela inexistência de um cultivar selecionado (Bovi 1998), o presente estudo indicou que a extração de sementes para a utilização em plantios racionais de jerivá pode ser uma alternativa de aproveitamento econômico de populações nativas da palmeira, tal como a estudada. As mudas produzidas poderiam ser comercializadas também para a arborização urbana ou recomposição da vegetação. São necessários estudos complementar tanto para verificar a viabilidade econômica

quanto para verificar o efeito da extração experimental das sementes na população e se não podem existir prejuízos à fauna associada, notadamente dispersores.

Outras alternativas de manejo da espécie, dentro das formações vegetais onde ocorre naturalmente, mereceriam a realizações de estudos para serem testadas quanto à viabilidade. Por exemplo, devido às dificuldades de dispersão das sementes, em decorrência da limitação de dispersores, a coleta e distribuição das sementes pela floresta, distanciando-as das plantas-mãe, podem aumentar a densidade da espécie e favorecer o crescimento populacional. Ou, como jerivá requer altos níveis de luminosidade para crescer e se desenvolver, é possível que o bosqueamento possa implicar em maior produtividade no manejo da espécie. É possível ainda que populações em outras localidades possam apresentar uma dinâmica diferente daquela apresentada na Reserva Santa Genebra, devido à peculiaridade da formação vegetal ou da população, de tal forma que a exploração de palmito, com a retirada de indivíduos de jerivá da população seja possível.

Como uma observação adicional, é necessário verificar se as possíveis práticas propostas se adequam à legislação ou se os resultados das pesquisas possibilitam propor alterações na legislação visando garantir a qualidade ambiental aliada à atividade econômica.

Em relação particularmente à população estudada, na Reserva Santa Genebra, seria conveniente que fossem desenvolvidos outros estudos no intuito de abranger um tempo de observação maior (5, 10 ou mais anos de intervalo entre as observações) de tal modo a verificar se a redução de dispersores apontada por outros estudos (Monteiro Filho 1995) e a avifauna (Aleixo 1995, Aleixo & Vielliard 1995) estabilizou os seus efeitos na população do jerivá ou se a dinâmica do jerivá pode ainda sofrer outros efeitos, com um retardo temporal, em decorrência destas alterações na fauna.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEIXO, A. 1995. Aves da mata de Santa Genebra: lições para a conservação de fragmentos florestais. *In* Leitão Filho, H. F. & Morellato, P. C. (orgs.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana*: 83-86. Editora da UNICAMP, Campinas.
- ALEIXO, A. & VIELLIARD, J.M.E. 1995. Composição e dinâmica da avifauna da mata de Santa Genebra, Campinas, São Paulo, Brasil. *Revta bras. Zool.* 12(3): 493-511.
- AUGSPURGER, C.K. 1983. Offspring recruitment around tropical trees: changes in cohort distance with time. *Oikos* 40: 189-196.
- AUGSPURGER, C.K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps, and pathogens. *Ecology* 65: 1705-1712.
- BAROT, S., GIGNOUX, J. & MENAUT, J.C. 1999. Demography of a savanna palm tree: predictions from comprehensive spatial pattern analyses. *Ecology* 80: 1987-2005.
- BEGON, M., HARPER, J. L. & TOWNSEND, C.R. 1996. *Ecology: individuals, populations and communities*. 3a. ed., Blackwell Sci., 1068p., Oxford.
- BERNACCI, L.C., GOLDENBERG, R. & METZGER, J.P. 1998. Estrutura florística de 15 fragmentos florestais ripários na Bacia do Jacaré-Pepira (SP). *Naturalia* 23: 23-54.
- BERNACCI, L.C., MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. Estrutura de estádios ontogenéticos numa população da palmeira *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). (capítulo 1)
- BERNACCI, L.C., MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. Relações entre altura e diâmetro no desenvolvimento ontogenético em uma população nativa de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae). (capítulo 2)
- BERNACCI, L.C., MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. Padrão espacial de uma população de *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman (Arecaceae) em um fragmento florestal no sudeste do Brasil. (capítulo 3)

- BERNACCI, L.C., MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. Dinâmica da palmeira nativa jerivá, *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassman, em um fragmento forestal do sudeste do Brasil. (capítulo 4)
- BERNAL, R. 1998. Demography of the vegetable ivory palm *Phytelephas seemanii* in Colombia, and the impact of seed harvesting. *Journal of Applied Ecology* 35: 64-64.
- BOVI, M.L.A. 1998. Palmito-jerivá: *Syagrus romanzoffiana* (Cham.) Glassm. In Fahl, J.I., Camargo, M.B.P., Pizzinato, M.A., Betti, J.A. Melo, A.M.T., DeMaria, I.C. & Furlani, A.M.C. (eds.) Instruções agrícolas para as principais culturas econômicas (Boletim 200): 262-263. Instituto Agrônômico, Campinas.
- BROWER, J. E. & ZAR, J.H. 1984. Field & laboratory methods for general ecology. 2 ed. Wm. C. Brown, 226pp, Dubuque.
- CARVALHO, R.M.; MARTINS, F.R. & SANTOS, F.A.M. 1999. Leaf ecology of pré-reproductive stages of the palm tree *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). *Annals of Botany* 83: 225-233.
- CLEMENT, C.R., CLAY, J.W. & SAMPAIO, P.T.B. (eds.) 1999. Biodiversidade amazônica: exemplos e estratégias de utilização. Programa de Desenvolvimento Empresarial e Tecnológico-INPA
- DEAN, W. 1996. A ferro e fogo: a história e a devastação da Mata Atlântica Brasileira. Companhia das Letras, 484pp., São Paulo.
- DURAN, R. & FRANCO, M. 1992. Estudio demográfico de *Pseudophoenix sargentii*. *Bull. Inst. fr. études andines* 21(2): 609-621.
- FONSECA, G.A.B. 1985. The vanishing Brazilian Atlantic forest. *Biological Conservation* 34: 17-34.
- 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: 675-96.

- GIVNISH, T.J. 1982. On the adaptative significance of leaf height in forest herbs. *The American Naturalist* 120: 353-381.
- HARPER, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic, 839pp, London.
- HUTCHINGS, M. J. 1986. The structure of plant population. In CRAWLEY, M. J. (ed.) *Plant Ecology*: 97-136. Blackwell Scientific Publ., Oxford.
- INSTITUTO AGRONÔMICO. 1997. *Cultivares elite*. Instituto Agronômico, 57pp, Campinas.
- JOLY, C.A., AIDAR, M.P.M., KLINK, C.A., McGRATH, D.G., MOREIRA, A.G., MOUTINHO, P., NEPSTAD, D.C., OLIVEIRA, A.A., POTT, A., RODAL, M.J.N. & SAMPAIO, E.V.S.B. 1999. Evolution of the Brazilian phytogeography classification systems: implications for biodiversity conservation. *Ciência e Cultura* 51(5/6): 331-348.
- MANLY, B. F. J. 1990. *Stage-structured populations: sampling, analysis and simulation*. Chapman & Hall, 187pp, London.
- MARKLEY, K.S. 1971. The babassú oil palm of Brazil. *Economic Botany* 25(3): 267-304.
- METZGER, J.P., BERNACCI, L.C. & GOLDENBERG, R. 1997. Pattern of tree species diversity in riparian forest fragments with different widths (SE Brazil). *Plant Ecology* 133: 135-152.
- MONTEIRO FILHO, E.L.A. 1995. Os mamíferos da Santa Genebra. In Leitão Filho, H. F. & Morellato, P. C. (orgs.) *Ecologia e preservação de uma floresta tropical urbana*: 86-92. Editora da UNICAMP, Campinas.
- MORI, S.A., BOOM, B.M. & PRANCE, G.T. 1981. Distribution patterns and conservation of eastern Brazilian coastal forest tree species. *Brittonia* 33: 233-245.
- NIKLAS, K.J. 1993. The scaling of plant height: a comparison among major plant clades and anatomical grades. *Annals of Botany* 72: 165-172.
- NOBLICK, L. R. 1996. *Syagrus*. *The Palm Journal* 126: 12-46
- OLIVEIRA FILHO, A. & RATTER, J.A. 1995. A study of the origin of Central Brazilian forests by the analysis of plant species distribution patterns. *Edinburgh J. Bot.* 52: 141-194.

- RANTA, P.; BLOM, T. NIEMELÄ, J., JOENSUU, E., SIITONEM, M, 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 7: 385-403.
- RICH, P.M., HELENURM, K., KEARNS, D., MORSE, R., PALMER, M.W. & SHORT, L. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledons trees and arborescent palms of Costa Rica tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113: 241-246.
- RODRIGUES, R.R. & NAVE, A.G. 2000. Heterogeneidade florística das matas ciliares. In Rodrigues, R.R. & Leitão Filho, H.F. *Matas ciliares: conservação e recuperação*: 45-71. Edusp, SP.
- SECRETARIA DO MEIO AMBIENTE DO ESTADO DE SÃO PAULO 1994. Resolução SMA 16 de 21-6-94. DOE 104(113): 37.
- SILVERTOWN, J.W. 1987. *Introduction to plant population ecology*. 2nd. ed.; Longman, 229pp, London.
- SILVERTOWN, J.K. & DOUST, J.L. 1993. *Introduction to plant biology*. Blackwell Sci., Oxford.
- SOUZA, A.F. 2000. Aspectos da dinâmica de populações da palmeira *Attalea humilis* Mart. ex. Spreng. em fragmentos de floresta atlântica sujeitos ao fogo. Dissertação de mestrado, 194pp, IB-UNICAMP, Campinas.
- VIANA, V.M. & TABANEZ, A.A.J. 1996. Biology and conservation of forest fragments in the Brazilian Atlantic moist forest. In Schelhas, J. & Greenberg, R. *Forest patches in tropical landscapes*: 151-167. Island Press, Washington.
- VICTOR, M.A.M. 1975. *A devastação florestal*. Sociedade Brasileira de Silvicultura, São Paulo.
- WHITE, J. 1985. The thinning rule and its application to mixtures of plant populations. In WHITE, J. (ed.) *Studies on plant demography*: 291-309. Academic Press, London.
- WHITMORE, T.C. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance, and species loss. In Laurance, W.F. & Bierregaard, R.O. *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*: 3-12. University of Chicago, Chicago.