

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA



Rita de Cássia Quitete Portela

**ECOLOGIA POPULACIONAL DE TRÊS ESPÉCIES DE PALMEIRAS EM UMA PAISAGEM
FRAGMENTADA NO DOMÍNIO DA MATA ATLÂNTICA, RJ**

Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo(a) candidato (a)
Rita de Cássia Quitete Portela
e aprovada pela Comissão Julgadora.

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

A handwritten signature in black ink, likely belonging to Prof. Dr. Flavio Antonio Maes dos Santos.

Orientador: Prof. Dr. Flavio Antonio Maes dos Santos

**FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA
BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP**

P832e

Portela, Rita de Cássia Quitete

Ecologia populacional de três espécies de palmeiras em uma paisagem fragmentada no domínio da Mata Atlântica, RJ / Rita de Cássia Quitete. – Campinas, SP: [s.n.], 2008.

Orientador: Flávio Antonio Maës dos Santos.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Dinâmica de vegetação. 2. Fragmentação florestal.
3. Plantas - Ontogenia. 4. Palmeira - Ecologia. 5.
Ecologia populacional. I. Santos, Flávio Antonio Maës dos. II. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. III. Título.

Título em inglês: Population ecology of three palm species in a fragmented landscape in the Atlantic Rain Forest, RJ.

Palavras-chave em inglês: Vegetation dynamics; Forest fragmentation; Plants - Ontogeny; Palms - Ecology; Population ecology.

Área de concentração: Ecologia.

Titulação: Doutora em Ecologia.

Banca examinadora: Flávio Antonio Maës dos Santos, Rafael Silva Oliveira, Adriana Maria Zanforlin Martini, Dalva Maria da Silva Matos, Fabio Rubio Scarano.

Data da defesa: 16/07/2008.

Programa de Pós-Graduação: Ecologia.

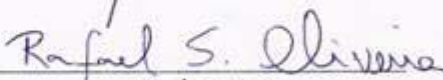
Campinas, 16 de julho de 2008.

BANCA EXAMINADORA

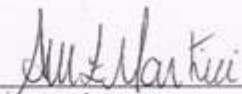
Prof. Dr. Flavio Antonio Maes dos Santos (Orientador)


Assinatura

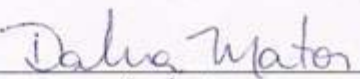
Prof. Dr. Rafael Silva Oliveira


Assinatura

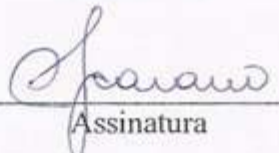
Profa. Dra. Adriana Maria Zanforlin Martini


Assinatura

Profa. Dra. Dalva Maria da Silva Matos


Assinatura

Prof. Dr. Fabio Rubio Scarano


Assinatura

Profa. Dra. Alexandra dos Santos Pires

Assinatura

Prof. Dr. João Semir

Assinatura

Prof. Dr. Ivany Ferraz Marques Válio

Assinatura

Agradecimentos

Agradeço ao Prof. Flavio pela orientação e pela confiança.

Ao Prof. Emilio Bruna por ter me recebido em seu laboratório na Universidade da Flórida, e também por ter despertado - com excelentes artigos - o meu interesse pelos efeitos da fragmentação de habitat na dinâmica populacional de plantas.

Aos membros da pré-banca, Prof. Fernando Martins, Prof. Alexandre Fadigas e Dr. Renato Armelin, pelas valiosas sugestões e correções.

À Dra. Alexandra dos Santos Pires por ter me apresentado a toda a comunidade de palmeiras das áreas de estudo, por ter me ajudado a escolher as espécies e as áreas de estudo e também por todo incentivo durante esses 4 anos!

Ao Eraldo dos Santos Almeida e ao Antonio Tavares de Oliveira pela ajuda e disposição no trabalho de campo.

Ao Paulo Brando, ao Lucas Fortini e ao Dr. Pieter Zuidema pela ajuda nas análises dos dados e discussões durante a minha estadia na Universidade da Flórida.

À Stella Copeland por toda disponibilidade na revisão do inglês.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela bolsa concedida.

Ao Fundo de Apoio ao Ensino, à Pesquisa e à Extensão da UNICAMP pelo apoio financeiro concedido (processo 1452/04) no primeiro ano de trabalho de campo.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo pelo apoio financeiro concedido (processo 2005/60788-4), que permitiu a realização dessa tese.

À Idea Wild pela doação do equipamento de campo.

À secretária da pós-graduação em Ecologia, Maria Célia Duarte Pio, pela ajuda durante esses 4 anos.

Ao IBAMA e aos proprietários das fazendas onde se encontram os fragmentos pela permissão para trabalhar nas áreas estudadas.

Às palmeiras por serem organismos tão interessantes e fáceis de trabalhar. À Mata Atlântica por ainda resistir.

Aos meus amigos da BIO952 e a as meninas por sempre me divertirem tanto!

Ao meu pai, minha mãe e meu irmão por sempre estarem ao meu lado e por eu nem ter palavras para agradecer a eles por tudo o que fizeram e fazem por mim. E agora a linda Luiza por nos divertir muito!

E por fim, a UFRJ e a UNICAMP pela minha formação.

ÍNDICE

Resumo	7
Abstract	8
Introdução Geral	9
Objetivos Gerais	13
Justificativa Geral	14
Métodos	14
Referências Bibliográficas	21

Capítulo 1 - Estádios ontogenéticos de *Astrocaryum aculeatissimum*, *Euterpe edulis* e *Geonoma schottiana* em fragmentos florestais de Mata Atlântica

Resumo	28
Abstract	28
Introdução	29
Métodos	30
Resultados	34
Discussão	59
Referências Bibliográficas	62
Anexo 1	65

Capítulo 2 - Density and population structure of three palm species in forest fragments of the Brazilian Atlantic Rain Forest

Resumo	67
Abstract	67
Introduction	68
Methods	69
Results	72
Discussion	82
Final considerations	85
References	85

Capítulo 3 - Population growth rates and perturbation analysis of three palm species in Atlantic Rain Forest fragments: a landscape approach

Resumo	91
Abstract	91
Introduction	92
Methods	95
Results	106
Discussion	110

References	114
------------------	-----

Capítulo 4 - Unexpected impacts of monkeys on the population dynamics of palms in protected areas

Resumo	118
Abstract	118
Introduction	119
Methods	120
Results	126
Discussion	132
References	134

Considerações finais	138
----------------------------	-----

RESUMO

O objetivo dessa tese foi comparar a densidade, estrutura e dinâmica de populações de três espécies de palmeiras (*Astrocaryum aculeatissimum* (Schott) Burret, *Euterpe edulis* Mart. e *Geonoma schottiana* Mart.) em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica. As populações foram marcadas em 2005, reamostradas em 2006 e 2007 em cinco fragmentos florestais (19, 21, 57, 2.400 e 3.500 ha). Todos os indivíduos das três espécies dentro das parcelas foram marcados e medidos: diâmetro à altura do solo, altura até a inserção da última folha, número de folhas e tipo de folha. Esses dados serviram para classificar os indivíduos em cinco classes: plântula, infante, jovem, imaturo e reprodutivo (Capítulo 1). Para testar a existência de relação entre densidade de cada espécie e o tamanho do fragmento, nós fizemos uma correlação para dados ranqueados, usando coeficiente de Spearman. A comparação das estruturas demográficas de cada espécie foi feita pela soma das diferenças entre o número de indivíduos em cada classe, em cada ano, para cada dois fragmentos (Capítulo 2). Para cada espécie, matrizes agregadas foram construídas para cada transição de ano, onde foram juntadas todas as parcelas de todos os fragmentos, depois estimadas as probabilidades de transição e fecundidade e calculado o λ e a sensibilidade (Capítulo 3). Matrizes agregadas foram construídas para *E. edulis* com os dados dos três fragmentos pequenos para comparar com a população do maior fragmento para cada transição de ano. Comparamos a dinâmica (λ e elasticidade) entre os fragmentos, e quantificamos a contribuição de cada taxa vital básica para a diferença observada entre os λ das áreas através do LTRE (Capítulo 4). As densidades de *A. aculeatissimum*, *E. edulis* e *G. schottiana* não foram influenciadas pelo tamanho do fragmento, mas apresentaram grande variação entre as áreas. A estrutura da população de *A. aculeatissimum* foi alterada nos menores fragmentos, principalmente as plântulas e os reprodutivos. A estrutura populacional de *E. edulis* nos menores fragmentos foi fortemente impactada pela exploração do palmito; a maior parte da população estava representada por imaturos. A estrutura populacional de *G. schottiana* não foi afetada pelo tamanho do fragmento ou pela exploração de suas folhas. Baseado nas matrizes agregadas, os λ s de *A. aculeatissimum* e *G. schottiana* não foram diferentes de um, sugerindo que essas populações não estão crescendo e nem diminuindo de tamanho. As populações de *E. edulis* foram projetadas para diminuir de tamanho no segundo intervalo de amostragem. As sobrevivências das três espécies foram altas para todos os estádios e a taxa vital mais importante é a sobrevivência dos maiores indivíduos. Baseado na matriz do maior fragmento, a população de *E. edulis* está projetada para decrescer e baseado nas matrizes agregadas dos fragmentos pequenos, a população do *E. edulis* está projetada para crescer. O padrão da elasticidade para as populações foi muito similar para as duas transições de ano, com os maiores valores de elasticidade sendo para a sobrevivência das classes mais desenvolvidas. A análise do LTRE revelou que o maior λ encontrado para os menores fragmentos foi principalmente influenciado pela maior sobrevivência dos imaturos e reprodutivos. De maneira geral, sobrevivência e fecundidade contribuíram de maneira positiva para $\Delta \lambda$, e o crescimento teve uma contribuição negativa para o $\Delta \lambda$. Portanto, foram encontrados resultados bastante contrastantes para as três espécies de palmeiras estudadas. Apesar de pertencerem à mesma família botânica, as três espécies possuem características e sofrem pressões ambientais bem distintas, resultando em um comportamento diferente frente à redução do habitat e a exploração de seus recursos.

ABSTRACT

The aim of this thesis was to compare the density, the structure and the dynamic of populations of three tropical palm species, *Astrocaryum aculeatissimum* (Schott) Burret, *Euterpe edulis* Mart. and *Geonoma schottiana* Mart., in different size fragments of Atlantic Rain Forest. For these analysis palms were censused five forest fragments (19, 21, 57, 2.400 e 3.500 ha). We tracked the survival of the palms from year 2005 through the year 2007, and recorded all new individuals encountered. Each individual had its diameter and height measured; also the number and the kind of leaf recorded. With these measures we assigned each individual to one of the five pre-established class: seedling, infant, juvenile, immature and reproductive (Chapter 1). To test if there was a relationship between density of each species and the size of the fragment we did a correlation for rank-order data, using Spearman coefficients. The comparison of the demographic structure of each palm was analyzed with the sums of the differences between the numbers of individuals in each class in each year between two fragments (Chapter 2). Summary matrices were constructed for each transition years by pooling data from all plots of all fragments together for each species, and then estimating the transition probabilities and fecundity using pooled data. With these matrices we calculated the population growth rate (λ) and its elasticities for each species (Chapter 3). We found difference between λ of *E. edulis* in a big and the smaller fragment. Therefore, to quantify the contribution of each lower level vital rate to the observed differences in λ between the fragments, we used a fixed-design LTRE (Chapter 4). *A. aculeatissimum*, *E. edulis* and *G. schottiana* densities were not influenced by the size of the fragment, but showed a high variation between areas. *A. aculeatissimum* population structure was altered, especially by the proportion of seedlings and reproductive individuals. *E. edulis* population structure in the smaller fragments seemed to be highly impacted by palm heart harvest where a large proportion of the populations were represented by immature individuals. On the other hand, fragment structure and leaf harvest did not have a strong effect on the population structure of *G. schottiana*. In a landscape level, *A. aculeatissimum* and *G. schottiana* asymptotic population growth rates were not significantly different from one, suggesting that populations of these palms were stable. *E. edulis* populations are projected to decrease in size in the second transition year. *A. aculeatissimum*, *E. edulis* and *G. schottiana* survivorship was high for all stage classes. We found that the more important vital rates were the survival rates in larger stages for all three species. Based on the matrix of the bigger fragment, *E. edulis* populations are projected to decrease in size. On the other hand, based on summary matrices made by pooling the three smaller fragments together, *E. edulis* populations are projected to growth. Our LTRE analysis revealed that the generally upper λ in the smaller fragments was due primarily to great survival of immatures and reproductives in both transitions years. On average, survival and fecundity made the largest positive total contribution to $\Delta \lambda$, and growth made a negative contribution to $\Delta \lambda$. Therefore, we found very different results or the three palms studied. In spite of being the same botany family, the species are very different in its characteristics and environmental pressure, resulting in a very different behavior in face of habitat reduction and harvesting.

Introdução Geral

O Brasil tem a flora mais rica do mundo, com mais de 56.000 espécies de plantas, representando quase 19% da flora mundial (Giulietti *et al.* 2005). Dentre os inventários feitos em biomas brasileiros, as floras locais revelaram uma diversidade especialmente alta para a Mata Atlântica (Giulietti *et al.* 2005), possuindo em seu interior cerca de 2,7% das plantas e 2,1% dos vertebrados endêmicos mundiais (Myers *et al.* 2000). A Mata Atlântica é a segunda maior floresta pluvial tropical do continente americano e hoje é considerada uma das florestas tropicais mais ameaçadas do mundo (Tabarelli *et al.* 2005). A maioria das espécies oficialmente ameaçadas de extinção no Brasil habita a Mata Atlântica, somando um total de 530 plantas, aves, mamíferos, répteis e anfíbios (Tabarelli *et al.* 2005). Originalmente este bioma cobria cerca de 130 milhões de hectares do território brasileiro, restando aproximadamente 7,26% do original de áreas florestadas (SOS Mata Atlântica 2008). A maior parte da floresta restante encontra-se restrita a fragmentos menores que 100 hectares (Ranta *et al.* 1998), sendo que estudos recentes sugerem que em fragmentos menores que este tamanho e imersos em matrizes dominadas por atividades antrópicas, as extinções associadas à perda de habitat podem erodir drasticamente a biodiversidade (Gascon *et al.* 2000, Ewers & Didham 2006). Por essas razões, a Mata Atlântica é considerada um dos 34 *hotspots* do mundo (Myers *et al.* 2000, modificado pela ONG Conservação Internacional em 2005). Porém, outros estudos têm encontrado grande riqueza de espécies mesmo em fragmentos pequenos com dimensões de até 12 hectares. Em um estudo realizado por Santos e colaboradores (2007) em 11 fragmentos de tamanho variando de 12,4 ha a 244,9 ha no interior do Estado de São Paulo, foi encontrado que a variação na composição de espécies arbóreas não estava relacionada somente com o tamanho do fragmento, mas também com a intensidade de distúrbio. A maioria dos fragmentos estudados apresentou a mesma riqueza e proporção de espécies raras. Esse exemplo ilustra a dificuldade de se estabelecer padrões, considerando só categorias de tamanho do fragmento, mas também indica que cada fragmento tem as suas próprias características e que essa variação aumenta o seu valor para a conservação. Portanto, mesmo pequenos fragmentos florestais imersos em uma paisagem dominada por agricultura são fundamentais para a manutenção da biodiversidade da região (Santos *et al.* 2007) e podem ser importantes complementos de áreas maiores (Fischer & Lindenmayer 2007).

Durante os últimos cem anos, grandes complexos de habitats naturais têm sido convertidos em paisagens dominadas por agricultura, indústria ou áreas urbanas, levando a uma severa perda do habitat

natural e um crescente aumento da fragmentação (Jacquemyn *et al.* 2003, Tabarelli & Gascon 2005). Fragmentação é um processo onde ocorre a transformação de um habitat grande e contínuo em um habitat dividido em fragmentos pequenos e isolados (Ranta *et al.* 1998). Com isso a paisagem se torna caracterizada pelo contraste entre os fragmentos florestais e a matriz não florestal (Fischer & Lindenmayer 2007). A taxa com que o homem está alterando as paisagens naturais é milhares de vezes maior do que a da dinâmica de perturbação natural dos ecossistemas (Tabarelli & Gascon 2005). Essa acelerada fragmentação do habitat é uma das maiores ameaças a populações naturais em ambientes terrestres (Turner & Corlett 1996, Young *et al.* 1996, Tabarelli & Gascon 2005, Ewers & Didham 2006). O processo de fragmentação provoca três distintas alterações nos ecossistemas florestais: redução da área de floresta, aumento do isolamento dos fragmentos resultantes do processo e a criação de uma borda em contacto com um habitat alterado (Kupfer *et al.* 2006). Essas mudanças geram alterações nas populações, nas comunidades e no ecossistema, tais como diminuição no recrutamento de espécies arbóreas (Williams-Linera 1990, Viana *et al.* 1997, Laurance *et al.* 1998a) e herbáceas (Bruna 2002), diminuição dos tamanhos das populações e perda da diversidade genética de espécies arbóreas (Turner & Corlett 1996, Young *et al.* 1996), aumento do número de espécies invasoras (Scariot 2001), aumento na mortalidade de árvores adultas (Laurance *et al.* 1998b), alterações nas interações planta-planta, planta-animal, planta-patógeno e na fenologia (Hobbs 1993, Aizen & Feinsinger 1994, Malo *et al.* 2001, Bruna *et al.* 2005), além de mudanças microclimáticas (Kapos 1989, Siqueira *et al.* 2004). As alterações que ocorrem com a fragmentação florestal são acompanhadas por outros processos que ameaçam a biodiversidade (Ewers & Didham 2006). As florestas remanescentes continuam a ser degradadas pela extração de lenha, exploração madeireira ilegal, coleta de plantas e produtos vegetais e invasão por espécies exóticas (Tabarelli *et al.* 2004). Esse conjunto de alterações frequentemente resulta em um maior declínio da qualidade do habitat e perda de espécies.

A investigação dos efeitos da fragmentação em regiões onde ela ocorreu muito antes que a floresta original pudesse ser estudada, como no sudeste do Brasil, é bastante interessante porque não existe mais floresta contínua numa escala regional que possa servir como um controle para comparações seguras (Santos *et al.* 2007). Além disso, muitos dos fragmentos hoje não são remanescentes da vegetação original, tendo sido explorados, abandonados e revegetados naturalmente ou não. Somado a isso o pequeno número de fragmentos grandes, existem limitações quanto a comparações relacionadas a tamanho. Muitas vezes, os fragmentos grandes acabam sendo usados como controle. Isso somado à grande heterogeneidade espacial na mata atlântica dificulta as comparações. A

única opção nesses casos é comparar fragmentos grandes com pequenos, sabendo-se que estes são remanescentes de grandes áreas (Santos *et al.* 2007). E esse é o caso da Mata Atlântica.

As respostas à fragmentação de habitat dependem das características de cada espécie (Ewers & Didham 2006, Fischer & Lindenmayer 2007). Portanto, entender o que está acontecendo com as populações de plantas e animais em paisagens fragmentadas é de fundamental importância para traçar estratégias para a conservação da diversidade biológica. As mudanças nas populações de animais têm sido bastante documentadas, porém o mesmo não vem acontecendo com as populações de plantas (Bruna 2003).

Exemplos de estudos enfocando estrutura e dinâmica de populações de uma espécie de planta em fragmentos florestais de diferentes tamanhos e em área não fragmentada na Amazônia Central são os de Bruna & Kress (2002), Bruna (2003) e Bruna & Oli (2005), todos com uma espécie herbácea (*Heliconia acuminata*). Em Bruna & Kress (2002), os autores realizaram um estudo sobre a estrutura demográfica e encontraram que as populações que ocorrem nos fragmentos menores têm proporcionalmente mais indivíduos pequenos e menos indivíduos grandes quando comparado com áreas contínuas de floresta. Em Bruna (2003), o autor acompanhou as populações durante um intervalo de 2 anos e encontrou uma redução no recrutamento nos fragmentos em comparação com a área contínua. Bruna & Oli (2005) acompanharam uma população por 5 anos e, através de cálculos dos parâmetros demográficos, aplicação de modelos matriciais e análise LTRE (Life-Table Response Experiments), encontraram que a taxa de crescimento (λ) da população na floresta contínua era maior do que nos fragmentos e que essa redução era devido principalmente a uma redução na fertilidade e crescimento dos indivíduos nos fragmentos. Esses trabalhos indicam uma forte preocupação com o futuro das populações dessa espécie em fragmentos pequenos, sendo que o último trabalho utilizou uma nova forma de analisar as diferenças na dinâmica populacional de plantas em fragmentos de diferentes tamanhos. De maneira geral, estudos com populações em habitats fragmentados sugerem que tais populações sejam mais propensas à extinção pelos efeitos associados à baixa disponibilidade do seu habitat, grande isolamento de populações vizinhas e aumento de habitats de borda, levando assim a uma menor diversidade biológica na área (Jules 1998). Outros fatores que também podem levar uma população isolada em um fragmento à extinção são alterações provocadas no processo de dispersão de semente e de recrutamento de plântulas, pois a perda de habitat e a caça resultam na eliminação de muitos vertebrados dispersores (Silva & Tabarelli 2000).

As palmeiras estão entre as espécies de plantas vasculares mais abundantes nos trópicos (Lieberman *et al.* 1985, Peres 1994). Na Mata Atlântica, ocorrem cerca de 40 espécies de palmeiras pertencentes a 10 gêneros (Henderson *et al.*, 1995), muitas delas endêmicas. Muitas delas, no entanto, encontram-se ameaçadas pela intensiva exploração de seus produtos pelo homem, como por exemplo, o palmito Juçara, (Galetti & Fernandez 1998, Silva-Matos & Bovi 2002) e também pela destruição de seus habitats (Scariot 1996, 1999). Porém, poucos estudos têm tentado entender como a estrutura e dinâmica de espécies dessa família se alteram frente à redução do habitat. Scariot (1996, 1998, 2001) estudando uma comunidade de palmeiras na Amazônia Central encontrou em fragmentos maiores e áreas contínuas um maior número de indivíduos de palmeiras e nos menores fragmentos uma maior riqueza de espécies invasoras de palmeiras, ou seja, encontrou espécies nos fragmentos menores que não ocorriam na área contínua ou no interior de fragmentos grandes. Foi encontrada também nos pequenos fragmentos uma menor riqueza e densidade de espécies no estágio de plântula do que nos maiores fragmentos e na área contínua, indicando que esse estágio é o mais afetado pelo tamanho da área (Scariot 1996). Portanto, fragmentos menores parecem possuir menor sucesso no recrutamento de espécies de palmeiras da Amazônia. Com relação a estudos com palmeiras em fragmentos florestais na Mata Atlântica, poucos já foram realizados com o objetivo de testar o efeito do tamanho dos fragmentos na estrutura e dinâmica populacional de espécies de palmeiras. Souza & Martins (2002, 2004) realizaram um estudo com a espécie *Attalea humilis* na região norte do Estado do Rio de Janeiro em fragmentos de 1,6, 6,4 e 9,9 ha. Nesse trabalho, foi encontrada uma maior sustentabilidade da população no maior fragmento (9,9 ha) ao longo de três anos de estudo relacionado com menor flutuação e sem tendência de declínio da população. Galetti *et al.* (2006) estudaram a estrutura da população, dispersão e predação de sementes da espécie *Astrocaryum aculeatissimum* em nove fragmentos florestais de diferentes tamanhos (de 19 a 79.230 ha) do Estado do Rio de Janeiro e São Paulo. Os autores encontraram uma maior quantidade de plântulas da espécie nos fragmentos maiores, fato este relacionado com o efeito negativo da defaunação e da redução do habitat na dispersão das sementes.

Portanto, dentro desse cenário, as respostas das espécies à fragmentação dependem da auto-ecologia e do habitat particular de cada uma. A sustentabilidade de uma população pode ser afetada diretamente por mudanças ambientais com conseqüentes efeitos negativos nas interações intra e interespecíficas das populações, além de efeitos na dinâmica do fragmento. Verifica-se que em

fragmentos recém isolados o processo de perda de espécies é contínuo e pode durar um longo período se uma estratégia de manejo não for aplicada (Laurance *et al.* 1998a, 1998b).

Objetivos Gerais

Dentro desse contexto, essa tese visa responder como as populações de três espécies de palmeiras (família Arecaceae), as mais abundantes na área de estudo (Pires 2006), diferem com relação à estrutura (capítulo 2) e dinâmica (capítulo 3 e 4) populacional em fragmentos de diferentes tamanhos em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica no norte do Estado do Rio de Janeiro.

Antes de responder à essa pergunta, o capítulo 1 descreve os estádios ontogenéticos das três espécies estudadas.

Para responder a pergunta geral, foram formuladas três questões mais específicas:

1. Como são as estruturas das populações das três espécies de palmeiras nos fragmentos de diferentes tamanhos?

Expectativa: Espera-se que a estrutura de cada uma das três espécies estudadas seja diferente entre os fragmentos, com uma menor abundância de plântulas nos fragmentos pequenos quando comparadas aos fragmentos maiores (Scariot 1996, Pires et al. 2003).

2. Como são as dinâmicas das populações de três espécies abundantes de palmeiras em uma paisagem fragmentada?

Expectativa: Espera-se encontrar populações pequenas das três espécies com tendência ao declínio (Silva Matos 1995, Young et al. 1996, Laurance et al. 1998a, Laurance 2002, Ewers & Didham 2006), devido principalmente a uma maior mortalidade dos reprodutivos e menor recrutamento (Silva Matos 1995, Scariot 1996, Laurance et al. 1998a, Laurance 2002).

3. Existe diferença entre os fragmentos de diferentes tamanhos com relação à intensidade de exploração do palmito e a de folhas de *G. schottiana*?

Expectativa: Nos fragmentos menores o número de indivíduos explorados será maior do que nas duas reservas estudadas, já que nessas áreas a facilidade de entrada do homem para exploração é maior (Silva Matos & Bovi 2002, Freckleton et al. 2003, Tabarelli et al. 2004).

Justificativa Geral

Respostas a essas perguntas poderão dar indicativos de como o tamanho de fragmentos pode afetar a estrutura e dinâmica populacional de duas espécies utilizadas pelo homem e de uma espécie não explorada. Essas respostas são também importantes, principalmente pelo fato de termos pouquíssimas informações sobre o efeito do tamanho de fragmento em populações de palmeiras na Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro (ver Souza & Martins 2002, Pires *et al.* 2003). Além disso, as palmeiras foram escolhidas para este trabalho por duas outras razões: 1- é uma das famílias vasculares dominantes nas florestas tropicais (Henderson *et al.* 1995), sendo representada no Brasil com 195 espécies (6,5% da flora mundial) (Giulietti *et al.* 2005) e 2- são recursos-chave para a fauna durante períodos de escassez de frutos (Terborgh 1986). Muitas delas também são utilizadas pelo homem, como por exemplo, o *Euterpe edulis* (palmito Juçara) que tem o seu palmito utilizado (Silva Matos & Watkinson 1998, Silva Matos *et al.* 1999, Silva Matos & Bovi 2002), a *Geonoma schottiana*, *Geonoma deversa* (Flores & Ashton 2000) e *Chamaedorea radicalis* (Endress *et al.* 2004) que possuem as suas folhas exploradas. Como as palmeiras são consideradas importantes recursos florestais, a diminuição da densidade delas em fragmentos pequenos de Mata Atlântica poderá gerar grandes mudanças na estrutura da floresta e nos recursos para animais. Portanto, este estudo pode ajudar na conservação do pouco que resta da Mata Atlântica e da sua diversidade.

Métodos

Áreas de Estudo

Cinco fragmentos florestais, com áreas de 3.500 ha (fragmento 1), 2.400 ha (fragmento 2), 57 ha (fragmento 3), 21 ha (fragmento 4) e 19 ha (fragmento 5), foram escolhidos nos Municípios de Silva

Jardim, Casimiro de Abreu e Rio das Ostras, na região norte do Estado do Rio de Janeiro, dentro da Bacia Hidrográfica do Rio São João (Figura 1). De acordo com o Atlas da Mata Atlântica (SOS Mata Atlântica, 2008) esses municípios possuem respectivamente 33% (31.466 ha), 30% (14.031 ha) e 15% (3.429 ha) de floresta remanescente. Os maiores fragmentos estudados (1 e 2) são a Reserva Biológica de Poço das Antas (protegida desde 1975) e a Reserva Biológica União (protegida desde 1998), respectivamente. Os demais estão situados em áreas de fazendas particulares (Tabela 1), Fazenda Santa Helena, Fazenda Estreito e Fazenda Afetiva - Jorge, respectivamente. Os fragmentos particulares estavam localizados num raio de até 30 km das Reservas.

O clima na região é tropical úmido com temperaturas médias mensais variando de 21,8 a 29,0 °C e precipitação média anual de 1995 mm (Pires 2006). Os meses de junho a agosto são os mais frios e menos chuvosos e os meses de setembro a março são os mais chuvosos e de temperaturas mais altas (Pessoa, 2003). A vegetação predominante na região é a Floresta Ombrófila Densa Submontana (Oliveira-Filho & Fontes, 2000). Descrições detalhadas da composição florística dos fragmentos estudados podem ser obtidas em Carvalho (2005).

Nos mesmos fragmentos, diversos outros estudos com palmeiras, p.ex. dispersão de sementes e fenologia, estão sendo conduzidos pela pesquisadora Alexandra dos Santos Pires e outros também sobre alguns aspectos do mico-leão-dourado (*Leontopithecus rosalia*) por pesquisadores da Associação Mico-leão-dourado. Estes fragmentos foram escolhidos por já terem a comunidade de palmeiras amostrada e por terem sido estudados quanto à dispersão de sementes da comunidade de palmeiras (Pires 2006). Esses dados foram importantes na escolha das áreas de estudo, principalmente porque facilitou a escolha das espécies.

Esses fragmentos têm formato irregular e a mesma matriz (pasto abandonado e agricultura), tentando assim amenizar outros fatores que poderiam estar influenciando as respostas às perguntas deste projeto. Além do tamanho, o fato de que os dois maiores fragmentos são Reservas Biológicas e os três menores estão situados em áreas particulares, pode também influenciar na dinâmica dessas populações, já que essas últimas são áreas que certamente possuem maior pressão de atividades humanas como caça e extração de recursos naturais (como por exemplo, o palmito Juçara) (Hanson *et al.* 2006).

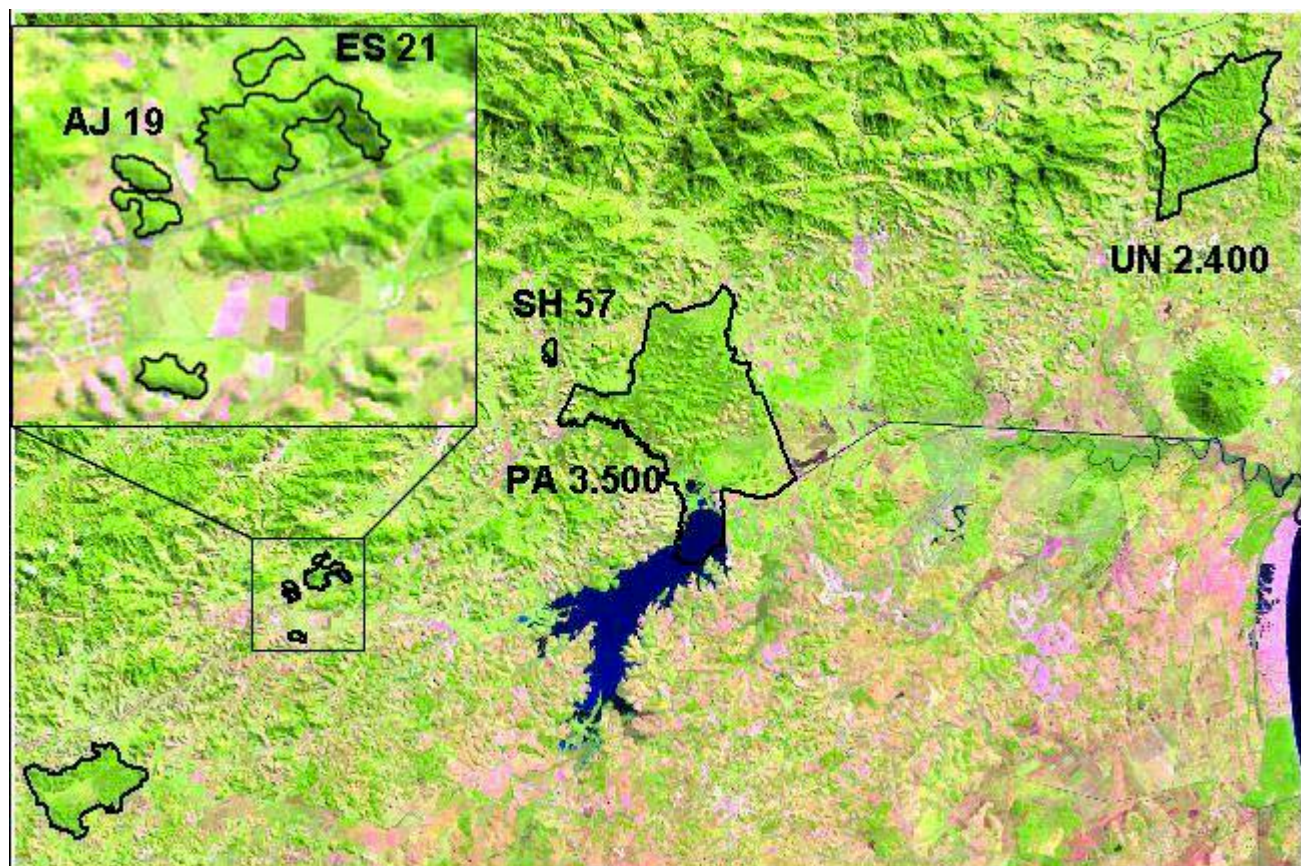


Figura 1. Paisagem com o contorno dos cinco fragmentos de Mata Atlântica escolhidos e tamanhos em hectares, localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Legenda: UN: ReBio União, PA: ReBio Poço das Antas, SH: Santa Helena, ES: Estreito e AJ: Afetiva - Jorge. Os outros fragmentos em detalhe são áreas estudadas pela Associação Mico-leão-dourado e pelo projeto de dispersão de sementes de palmeiras.

Tabela 1. Características dos cinco fragmentos de Mata Atlântica escolhidos, localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro (Pires 2006).

Nome	Área (ha)	Tempo de isolamento(anos)	Localização geográfica
Reserva Biológica Poço das Antas (PA)	3.500*	> 40	23K0778840; UTM7505080
Reserva Biológica União (UN)	2.400**	> 37	23K0803350; UTM7515630
Santa Helena (SH)	57	< 40	23K0773000; UTM7506250
Estreito (ES)	21	> 40	23K0761800; UTM7496430
Afetiva - Jorge (AJ)	19	< 40	23K0760400; UTM7495000

* A área total da Reserva Poço das Antas está delimitada em 6.300 ha, mas o bloco de mata contínua possui c. 3.500 ha.

** A Reserva União possui no total 3.100 ha mas é cortada pela BR-101 em duas partes; apenas a maior delas foi amostrada neste estudo

Espécies estudadas

As espécies estudadas foram escolhidas levando-se em conta se eram palmeiras nativas, se ocorriam nas cinco áreas de estudo e se eram as mais abundantes nos fragmentos estudados (Pires 2006).

Astrocaryum aculeatissimum (Schott) Burret (Figura 2) é monóica, tolerante a sombra, com crescimento lento, tronco simples ou múltiplo formando touceira e com muitos espinhos (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). Atinge 4 a 8 m de altura e 11 a 15 cm de diâmetro. É uma espécie endêmica da Mata Atlântica, ocorrendo da Bahia a Santa Catarina (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). Apresenta reprodução sexuada e vegetativa. Possui alta produtividade de frutos (100 a 500 frutos/estipe). Os frutos são obovóides, com no máximo 3,0 a 3,5 cm de diâmetro (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004) e são dispersados por roedores estocadores. A espécie ocupa o sub-bosque da floresta, bordas, clareiras e raramente o dossel quando reprodutivo, ocorrendo nas florestas de baixada, ocasionalmente em solos inundados e no pasto (Henderson *et al.* 1995). Ocorre em alta densidade (> 500 indivíduos/ha) (Pires 2006).



Figura 2. Indivíduo reprodutivo de *Astrocaryum aculeatissimum* formando touceira com infantes e jovens no fragmento Santa Helena, localizado no norte do Estado do Rio de Janeiro.

Euterpe edulis Mart. (palmito Juçara) (Figura 3) é monóica, com tronco simples, tolerante a sombra e de crescimento lento. Atinge até 20 m de altura, ocupando o dossel da floresta, com 10 a 15 cm de diâmetro (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). Ocorre nas florestas costeiras, em íngremes encostas, e também em florestas mais interioranas, do nível do mar a 1000m de altitude (Henderson *et al.* 1995). Ocorre principalmente na Mata Atlântica costeira do Brasil, mas sua distribuição atinge o interior até Brasília, Argentina e Paraguai (Henderson *et al.* 1995). Espécie que produz grande quantidade de frutos (>500 frutos/estipe), frutos dispersados por aves e mamíferos, se reproduz principalmente pela via sexual, habita o interior de florestas e ocorre naturalmente em alta densidade (100 a 500 indivíduos/ha) em áreas bem preservadas (Pires 2006). Ocorre tipicamente em solos mais úmidos, muitas vezes em áreas brejosas (Silva-Matos & Watkinson 1998). A exploração do palmito está ocasionando o desaparecimento da espécie em algumas áreas, pela morte da planta

(Henderson *et al.* 1995, Galetti & Aleixo 1998). Para a exploração do palmito, é necessário que a palmeira tenha de 8 a 10 anos (Gaiotto *et al.* 2003). O recomendado é que se tenha 50 a 60 indivíduos reprodutivos/ha para a manutenção da população (Freckleton *et al.* 2003).



Figura 3. Indivíduo de palmito Juçara (*Euterpe edulis*) morto após a extração do seu palmito no fragmento Afetiva-Jorge (AJ), localizado no norte do Estado do Rio de Janeiro (A). Pote do palmito Juçara em conserva comprado no ano de 2007 por R\$ 9,90 (B).

Geonoma schottiana Mart. (Ouricana) é monóica, de tronco simples eventualmente formando touceira, tolerante a sombra e de crescimento lento. Atinge de 1 a 4 m de altura, ocupando o sub-bosque da floresta, e de 2,5 a 4 cm de diâmetro (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). Ocorre no Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, Minas Gerais e Goiás, na Mata Atlântica e no Cerrado (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). Espécies do gênero são restritas a áreas de floresta que recebem mais de 1.000 mm de chuva anual e possuem uma forte associação com o sub-bosque úmido e sombreado das florestas tropicais (Chazdon 1991). A espécie possui alta produtividade de frutos (100 a 500 frutos/estipe), frutos dispersados por aves, reprodução sexual, habita tanto o interior de florestas como também bordas, clareiras e áreas abertas e ocorrem em altas densidades (100 a 500 indivíduos/ha) (Pires 2006). Na região estudada as folhas são exploradas para a ornamentação de arranjos florais (Figura 4). Espécies do gênero *Geonoma* são de difícil identificação (Chazdon 1991). Portanto, para a confirmação da identificação desta espécie, foi levado material

vegetativo e reprodutivo das cinco áreas de estudo para o Jardim Botânico do Rio de Janeiro. O material foi entregue ao doutorando Ricardo Reis que está fazendo uma revisão do gênero na sua tese. A confirmação da espécie *G. schottiana* foi feita por ele.



Figura 4. Indivíduo reprodutivo de ouricana (*Geonoma schottiana*) com suas folhas cortadas (A) e pinas cortados (B) no fragmento Santa Helena (SH) localizado no norte do Estado do Rio de Janeiro.

Desenho Amostral

Em cada fragmento foram estabelecidas em abril e maio de 2005 nove parcelas de 30 x 30 m (total: 0,81 ha) de forma sistemática. As parcelas foram distribuídas em 3 blocos, cada bloco com três parcelas distanciadas uma das outras por 50 metros e cada bloco com uma distância de 100 m entre si. Esse desenho foi adotado aqui para que em todos os fragmentos fosse possível amostrar relativamente a mesma heterogeneidade ambiental. Um bloco foi estabelecido exatamente no meio do fragmento, e para cada lado contrário ao primeiro, outro bloco foi estabelecido. No caso das duas Reservas, ao invés de ter sido usado o meio do fragmento, foi escolhida uma trilha, por motivos práticos.

Dentro de cada fragmento, as áreas amostradas têm visualmente inclinação do terreno e umidade do solo similares para que sejam evitados efeitos diversos nas populações (Chazdon 1996, Scariot 1996), ou seja, foram evitadas áreas brejosas e áreas muito inclinadas.

Dados Coletados

Nessas parcelas foram amostrados todos os indivíduos das três espécies de palmeiras, *Astrocaryum aculeatissimum*, *Euterpe edulis* e *Geonoma schottiana*, de junho a setembro de 2005 e reamostrados de junho a setembro de 2006 e de 2007. Nas reamostragens todos os indivíduos foram remedidos, os ingressantes marcados e medidos e os mortos contabilizados.

Todos os indivíduos não reprodutivos das três espécies encontrados dentro das parcelas tiveram registradas as seguintes medidas: DAS (diâmetro a altura do solo – logo acima das raízes caulígenas aéreas na base do estipe – Alves *et al.* 2004), altura até a inserção da bainha da folha mais baixa (comprimento do estipe) e número de folhas. Para os indivíduos reprodutivos, foram registrados: DAS e altura até a inserção da bainha da folha mais baixa (comprimento do estipe). Apenas para os reprodutivos da espécie *G. schottiana* foi contado o número de folhas. Cada indivíduo teve medido o DAS em duas direções para ser feito uma média (DAS médio). No caso de indivíduos que não apresentem estipe aparente (sem estipe acima do solo ou este coberto por bainhas foliares), não foi medida a altura. O DAS nesses casos representa o diâmetro das bainhas foliares, sendo dependente da quantidade de folhas produzidas pela planta, ou de bainhas que permaneceram aderidas ao caule.

Referências Bibliográficas

- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- Alves, L.F., Martins, F.R. & Santos, F.A.M. 2004. Allometry of a neotropical palm, *Euterpe edulis* Mart. *Acta Botânica Brasílica* 18: 369-374.

- Bruna, E.M. 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazônia. *Oecologia* 132: 235-243.
- Bruna, E.M. 2003. Are populations in fragmented habitats recruitment limited? Tests with an Amazonian herb. *Ecology* 84: 932-947.
- Bruna, E.M. & Kress, W.J. 2002. Habitat fragmentation and demographic structure of an Amazonian Understory herb (*Heliconia acuminata*). *Conservation Biology* 16: 1256-1266.
- Bruna, E.M. & Oli, M.K. 2005. Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: life-table response experiments. *Ecology* 86: 1816-1824.
- Bruna, E.M., Vasconcelos, H.L. & Heredia, S. 2005. The effects of habitat fragmentation on communities of mutualists: Amazonian ants and their host plants. *Biological Conservation* 124: 209-216.
- Chazdon, R.L. 1991. Plant size and form in the understory palm genus *Geonoma*: are species variations on a theme? *Am.J.Bot.* 78: 680-694.
- Chazdon, R.L. 1996. Spatial heterogeneity in tropical forest structure: canopy palms as landscape mosaics. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 8-9.
- Endress, B.A., Gorchoy, D.L., Peterson, M.B. & Serrano, E.P. 2004. Harvest of the palm *Chamaedorea radicalis*, its effects on leaf production, and implications for sustainable management. *Conservation Biology* 18: 822-830.
- Ewers, R.M. & Didham, R.K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Review* 81: 117-142.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16: 265-280.

- Flores, C.F. & Ashton, P.M.S. 2000. Harvesting impact and economic value of *Geonoma deversa*, Arecaceae, an understory palm used for roof thatching in the Peruvian Amazon. *Economic Botany* 54: 267-277.
- Freckleton, R.P., Silva Matos, D.M., Bovi, M.L.A. & Watkinson, A.R. 2003. Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *Journal of Applied Ecology* 40: 846-858.
- Galetti, M. & Aleixo, A. 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *Journal of Applied Ecology* 35: 286-293.
- Galetti, M., Donatti, C.I., Pires, A.S. Guimarães Jr., P.R., Jordano, P. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic Forest palm: the combination effects of defaunation and Forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 141: 149.
- Gascon, C., Williamson, G.B. & Fonseca, G.A.B. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science* 288: 1356-1358.
- Giulietti, A.N., Harley, R.M., Queiroz, L.P., Wanderley, M.G. & Van den Berg, C. 2005. Biodiversidade e conservação das plantas no Brasil. *Megadiversidade* 1: 52-61.
- Hanson, T., Brunsfeld, S. & Flanagan, B. 2006. Variation in seedling density and seed predation indicators for the emergent tree *Dipteryx panamensis* in continuous and fragmented Rain Forest. *Biotropica* 38: 770-774.
- Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R., 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hobbs, R.J. 1993. Effects of landscape fragmentation on ecosystem processes in the Western Australian wheat belt. *Biological Conservation* 64: 193-201.
- Jacquemyn, H., Butaye, J. & Hermy, M. 2003. Influence of environmental and spatial variables on regional distribution of forest plant species in a fragmented and changing landscape. *Ecography* 26: 768-776.

- Jules, E.S. 1998. Habitat fragmentation and demographic change for a common plant: *Trillium* in old-growth forest. *Ecology* 79: 1645-1656.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Forest* 5: 173-185.
- Kupfer, J.A., Malanson, G.P. & Franklin, S.B. 2006. Not seeing the ocean for the islands: the mediating influence of matrix-based processes on the forest fragmentation effects. *Global Ecology and Biogeography* 15: 8-20.
- Laurance, W.F. 2002. Hyperdynamism in fragmented habitats. *Journal of Vegetation Science* 13: 595-602.
- Laurance, W.F., Ferreira, L.V., Merona, J.M.R., Laurance, S., Hutchings, R.W. & Lovejoy, T. 1998a. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology* 12: 460-464.
- Laurance, W.F., Ferreira, L.V., Merona, J.M.R. & Laurance, S.G. 1998b. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79: 2032-2040.
- Lieberman, M., Lieberman, D., Hartshorn, G.S., & Peralta, R., 1985. Small-scale altitudinal variation in lowland wet tropical forest vegetation. *Journal of Ecology* 73: 505-516.
- Lorenzi, H., Souza, H.M., Medeiros-Costa, J.T., Cerqueira, L.S.C. & Ferreira, E. 2004. *Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas*. Nova Odessa, SP : Editora Plantarum.
- Malo, J.E., Leirana-Alcocer, J. & Parra-Tabla, V. 2001. Population fragmentation, florivory, and the effects of flower morphology alterations on the pollination success of *Myrmecophila tibicinis* (Orchidaceae). *Biotropica* 33: 529-534.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.

- Oliveira-Filho, A. & Fontes, M.A.L., 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.
- Peres, C.A., 1994. Composition, density, and fruiting phenology of arborescent palms in an Amazonian terra firme forest. *Biotropica* 26: 285-294.
- Pessoa, S.V.A., 2003. Aspectos da Fragmentação em Remanescentes Florestais da Planície Costeira do estado do Rio de Janeiro. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Seropédica.
- Pires, A.S. 2006. Perda da diversidade de palmeiras em fragmentos de Mata Atlântica: padrões e processos. Tese de Doutorado apresentada à Universidade Estadual Paulista (Rio Claro), Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.
- Pires, A.S., Freitas, L.M. & Galetti, M. 2003. Predação de sementes de *Astrocaryum aculeatissimum* (Schott) Burret (Arecaceae) em fragmentos de Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. VI Congresso de Ecologia do Brasil, Fortaleza, p. 168-170.
- Ranta, P., Blom, T., Niemelä, J., Elina, J. & Sitonem, M. 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 7: 385-403.
- Santos, K., Kinoshita, L.S., Santos, F.A.M. 2007. Tree species composition and similarity in semideciduous forest fragments of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 135: 268-277.
- Scariot, A. 1996. The effects of rain forest fragmentation on the palm community in Central Amazonia. Tese de Doutorado, Universidade da Califórnia.
- Scariot, A. 1998. Consequências da fragmentação da floresta na comunidade de palmeiras na Amazônia Central. *Série Técnica IPEF* 12: 71-86.
- Scariot, A. 2001. Weedy and secondary palm species in Central Amazonian Forest Fragments. *Acta Botânica Brasilica* 15: 271-280.

- Siqueira, L.P., Matos, M.B., Matos, D.S., Portela, R.C.Q., Braz, M., Silva-Lima, L. 2004. Using the variances of microclimate variables to determine edge effects in small forest fragments of Atlantic Rain Forest, South-Eastern Brazil. *Ecotropica* 10: 59-64.
- Silva, J.M.C. & Tabarelli, M. 2000. Tree species impoverishment and the future flora of the Atlantic forest of northeast Brazil. *Nature* 404: 72-72.
- Silva Matos, D.M. 1995. Population Ecology of *Euterpe edulis* Mart. (Palmae). Tese de Doutorado defendida na University of East Anglia, Norwich, England, UK.
- Silva Matos, D.M. & Bovi, M.L.A. 2002. Understanding the threats to biological diversity in south-eastern Brazil. *Biodiversity and Conservation* 11: 1747-1578.
- Silva Matos, D.M., Freckleton, R.P. & Watkinsos, A.R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80: 2635-2650.
- Silva Matos, D.M. & Watkinson, A.R. 1998. The fecundity, seed and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in south-eastern Brazil. *Biotropica* 30: 595-603.
- SOS Mata Atlântica. 2008. Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica - Período de 2000-2005. São Paulo.
- Souza, A.F. & Martins, F.R. 2002. Spatial distribution of an undergrowth palm in fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Plant Ecology* 164: 141-155.
- Souza, A.F. & Martins, F.R. 2004. Population structure and dynamics of a neotropical palm in fire-impacted fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation* 13: 1611-1632.
- Tabarelli, M. & Gascon, C. 2005. Lições da pesquisa sobre fragmentação: aperfeiçoando políticas e diretrizes de manejo para a conservação da biodiversidade. *Megadiversidade* 1: 181-188.
- Tabarelli, M., Pinto, L.P., Silva, J.M.C., Hirota, M.M. & Bedê, L.C. 2005. Desafios e oportunidades para a conservação da biodiversidade na Mata Atlântica brasileira. *Megadiversidade* 1: 132-138.

- Tabarelli, M., Silva, J.M.C. & Gascon, C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13: 1419-1425.
- Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. In: Soule, M.E., ed. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. New York: Sinauer, 1986. p: 330-344.
- Turner, I.M. & Corlett, R.T. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 330-333.
- Viana, V.M., Tabanez, A.A.J. & Batista, J.L. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic Moist Forest. In: Laurance, W.F. & Bierregaard, R.O. (ed). *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*, pp: 351-365. Editado por University of Chicago Press, Chicago, EUA.
- Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78: 356-373.
- Young, A, Boyle, T. & Brown, T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 413-418.

CAPÍTULO 1

Estádios ontogenéticos de *Astrocaryum aculeatissimum*, *Euterpe edulis* e *Geonoma schottiana* em fragmentos florestais de Mata Atlântica

Resumo - O objetivo desse estudo foi classificar os indivíduos de três espécies de palmeiras (*Astrocaryum aculeatissimum* (Schott) Burret, *Euterpe edulis* Mart. e *Geonoma schottiana* Mart.) em classes e comparar as características de cada classe entre fragmentos florestais de Mata Atlântica de diferentes áreas. As populações foram amostradas em 2005 em cinco fragmentos florestais (19, 21, 57, 2.400 e 3.500 ha). Todos os indivíduos das três espécies dentro das parcelas foram marcados e medidos: diâmetro à altura do solo, altura até a inserção da última folha, número de folhas e tipo de folha. Esses dados serviram para classificar os indivíduos de cada uma das três espécies em cinco classes. *Astrocaryum aculeatissimum*: (1) Plântula: indivíduos com folhas bífidas, (2) Infante: indivíduos com presença de folhas transicionais (transicional, entre bífida e pinada), (3) Jovem: indivíduos com folhas pinadas, sem presença de estipe aéreo, (4) Imaturo: indivíduos com estipe aparente, mas sem sinal de evento reprodutivo, (5) Reprodutivos: indivíduos com sinal de evento reprodutivo. *Euterpe edulis*: (1) Plântula: indivíduos com folhas palmadas ou leque, (2) Infante: indivíduos com a presença de folhas pinadas e sem estipe aparente, (3) Jovem: indivíduos com estipe aparente e DAS máximo de 52, (4) Imaturo: indivíduos com estipe aparente, com DAS maior do que 52 mm, mas sem sinal de evento reprodutivo, (5) Reprodutivo: indivíduos com sinal de evento reprodutivo. *Geonoma schottiana*: (1) Plântula: indivíduos somente com folhas bífidas, sem DAS e sem estipe aparente, (2) Infante: indivíduos com folhas transicionais ou pinadas, com DAS formado pela bainha das folhas, mas sem estipe aparente, (3) Jovem: indivíduos com presença de estipe aéreo e com DAS máximo de 30 mm, (4) Imaturo: indivíduos com presença de estipe aéreo com DAS maior do que 30 mm mas sem sinal de evento reprodutivo e (5) Reprodutivo: indivíduos com estipe aparente e com sinal de evento reprodutivo. Não foi encontrado nenhum padrão dos efeitos do tamanho dos fragmentos nas características de cada estágio. Os dados encontrados para essas diferenças podem representar características individuais de cada fragmento, independente do tamanho deste, ou seja, influenciados muito mais pela dinâmica interna de cada fragmento. Mas mesmo assim, é importante caracterizar de maneira bastante precisa os estádios usados para classificar os indivíduos, principalmente para servir como base para os estudos de estrutura e dinâmica populacional e também para a comparação entre estudos.

Abstract – The objective of this study was to classify the individuals of three tropical palm species, *Astrocaryum aculeatissimum*, *Euterpe edulis* and *Geonoma schottiana* into size classes and compare them between five fragments of Atlantic Rain Forest (19, 21, 57, 2.400 e 3.500 ha) in 2005. Diameter, height, and the number and kind of leaves were recorded for each individual. Using these parameters, each individual was assigned to one of five pre-established classes: seedling, infant, juvenile, immature and reproductive. Each individual had its diameter and height measured; and also the number and the kind of leaf recorded. With these measures we assigned each individual to one of the five classes: seedling, infant, juvenile, immature and reproductive. Category definitions for each species were: *Astrocaryum aculeatissimum*: (1) Seedling: individuals with bifid leaves, (2) Infant: individuals with

bifid leaves and incompletely segmented ones or only incompletely segmented ones, (3) Juvenile: individuals with the first completely segmented leaf blades, but bifid leaves and incompletely segmented ones can be also present, (4) Immature: individuals with completely segmented leaf blades and apparent stem but no signals of reproductive event and (5) Reproductive: individuals recognized by the production of flowers and fruits. *Euterpe edulis*: (1) Seedling: individuals with palmate leaves, (2) Infant: individuals with completely segmented leaves, but palmate ones can still be present, (3) Juvenile: individuals with only completely segmented leaf blades and maximum diameter of 52 mm but stemless, (4) Immature: individuals with completely segmented leaf blades, apparent stem with diameter bigger than 52 mm but no signals of reproductive event and (5) Reproductive: individuals recognized by the production of flowers and fruits. *Geonoma schottiana*: (1) Seedling: individuals with bifid leaves, (2) Infant: individuals with bifid leaves or incompletely segmented ones or completely segmented ones, with diameter but stemless, (3) Juvenile: individuals with bifid leaves or incompletely segmented ones or completely segmented ones, with apparent stem and diameter up to 30 mm, (4) Immature: individuals with bifid leaves or incompletely segmented ones or completely segmented ones, with apparent stem and diameter bigger than 30 mm but no signals of reproductive event and (5) Reproductive: individuals recognized by the production of flowers and fruits. We did not find a clear effect of the size of the fragment on the characteristic of each stage. The differences found for the stages characteristics seem to be related with the individual differences of each fragments, independently of the size of the fragment. Despite this variability, it is important to characterize and describe the species size classes, as a base for future studies on population structure and dynamics and to allow comparison between this study and others.

1. Introdução

Organismos passam por fases sequenciais do nascimento até a morte, que são geralmente caracterizadas pela idade cronológica. Essa sequência de fases de desenvolvimento de um indivíduo é chamada de ontogenia. Várias mudanças morfológicas, anatômicas, fisiológicas e bioquímicas acontecem no curso da ontogenia, então um dado indivíduo em um momento particular pode ser caracterizado, não só pela sua idade cronológica, mas também por critérios biológicos que indicam o seu estado de desenvolvimento (Gatsuk *et al.* 1980). Esses mesmos autores usaram o termo “estado etário” para classificar os indivíduos com base na ontogenia ou desenvolvimento. Eles criaram uma classificação que usa o critério biológico para indicar o estado de desenvolvimento da planta, por exemplo, semente, plântula, juvenil e reprodutivo. De acordo com esses autores, o estado etário de um indivíduo pode ser definido por características quantitativas e qualitativas. Os estados etários são geralmente caracterizados pelo aparecimento de estruturas que estavam ausentes em estádios mais recentes de desenvolvimento e pela perda de outras que estavam presentes. Porém, o termo “idade” usado por Gatsuk *et al.* (1980) vem recebendo críticas pelo fato de geralmente não existir uma relação biológica entre o “estado etário” de uma planta e a sua idade real (Carvalho *et al.* 1999, Souza *et al.*

2000). Para que estudos de populações de plantas sejam representativos da realidade da natureza, estes devem se basear na identificação clara de estádios de vida com significado biológico (Souza *et al.* 2000). Portanto, o termo “estádio ontogenético” é o que tem sido mais usado para caracterizar as fases de vida das plantas e será aqui usado.

Estudos com o objetivo de descrição dos estádios ontogenéticos de plantas são escassos na literatura. Souza *et al.* (2000) realizaram um estudo para a caracterização e comparação dos estádios pós-germinativos da espécie *Attalea humilis* na região norte do Estado do Rio de Janeiro em fragmentos de 1,6, 6,4 e 9,9 ha durante os anos de 1996 a 1999. Indivíduos desta espécie em diferentes estádios apresentaram diferenças tanto no número de folhas quanto no tamanho, que tenderam a aumentar com o desenvolvimento ontogenético. Os três fragmentos estudados eram diferentes em vários aspectos (tamanho, formato e grau de perturbação) e representavam ambientes distintos. Apesar dessas diferenças, as características morfológicas e o tamanho que caracterizavam cada estágio foram bastante constantes entre as áreas e os anos de estudo.

Esse capítulo tem como objetivo fazer uma descrição dos estádios ontogenéticos pós-germinativos das espécies *Euterpe edulis*, *Geonoma schottiana* e *Astrocaryum aculeatissimum* e comparar as características dos indivíduos entre fragmentos de diferentes tamanhos.

2. Métodos

2.1 Área de estudo

Cinco fragmentos florestais, com áreas de 3.500 ha (Reserva Biológica Poço das Antas, fragmento 1), 2.400 ha (Reserva Biológica União, fragmento 2), 57 ha (fragmento Santa Helena, fragmento 3), 21 ha (fragmento Estreito, fragmento 4) e 19 ha (fragmento Afetiva - Jorge, fragmento 5), foram escolhidos nos Municípios de Silva Jardim, Casimiro de Abreu e Rio das Ostras, na região norte do Estado do Rio de Janeiro, dentro da Bacia Hidrográfica do Rio São João. De acordo com o Atlas da Mata Atlântica (SOS Mata Atlântica 2008), estes municípios possuem respectivamente 33% (31.466ha), 30% (14.031ha) e 15% (3.429ha) de floresta remanescente. Os maiores fragmentos estudados (1 e 2) são a Reserva Biológica de Poço das Antas (protegida desde 1975) e a Reserva

Biológica União (protegida desde 1998), sendo os demais situados em áreas de fazendas particulares. Os fragmentos particulares estavam localizados num raio de até 30 km das Reservas

2.2 *Espécies estudadas*

As espécies estudadas foram escolhidas por serem espécies de palmeiras nativas, abundantes nos fragmentos estudados e estarem presentes nas 5 áreas de estudo (Pires 2006).

Astrocaryum aculeatissimum (Schott) Burret é monóica, tolerante a sombra, crescimento lento, de tronco simples ou múltiplo, formando touceira, com muitos espinhos (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). Atinge 4 a 8 m de altura e 11 a 15 cm de diâmetro. É uma espécie endêmica da Mata Atlântica, ocorrendo da Bahia a Santa Catarina (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). Apresenta reprodução sexuada e vegetativa. Possui alta produtividade de frutos (100 a 500 frutos/estipe). Os frutos são obovóides, com no máximo 3,0 a 3,5 cm de diâmetro (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004) e são dispersados por roedores estocadores. A espécie é endêmica da Mata Atlântica do Brasil, ocupando o sub-bosque da floresta, bordas, clareiras e raramente o dossel quando reprodutivo, ocorrendo nas florestas de baixada em solos nunca inundados e ocasionalmente no pasto (Henderson *et al.* 1995). Ocorre em alta densidade (> 500 indivíduos/ha) (Pires 2006).

Euterpe edulis Mart. (palmito Juçara) é monóica, com tronco simples, tolerante a sombra e de crescimento lento. Atinge até 20 m de altura, ocupando o dossel da floresta, com 10 a 15 cm de diâmetro (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). Ocorre nas florestas costeiras, em íngremes encostas, e também em florestas mais interioranas, do nível do mar a 1000m de altitude (Henderson *et al.* 1995). Ocorre principalmente na Mata Atlântica costeira Brasileira, mas sua distribuição atinge o interior até Brasília, Argentina e Paraguai (Henderson *et al.* 1995). Espécie que produz grande quantidade de frutos (>500 frutos/estipe), frutos dispersados por aves e mamíferos, se reproduz principalmente pela via sexual, habita o interior de florestas e ocorre naturalmente em alta densidade (100 a 500 indivíduos/ha) em áreas bem preservadas (Pires 2006). Ocorre tipicamente em solos mais úmidos, muitas vezes em áreas brejosas (Silva-Matos 1995). A exploração do palmito está ocasionando o desaparecimento da espécie em algumas áreas, pelo sacrifício da planta (Henderson *et al.* 1995, Galetti & Aleixo 1998). Para a exploração, é necessário que a palmeira tenha de 8 a 10 anos (Gaiotto *et al.* 2003). O recomendado é que se tenha 50 a 60 indivíduos reprodutivo/ha para a manutenção da população (Freckleton *et al.* 2003).

Geonoma schottiana Mart. (Ouricana) é monóica, de tronco simples eventualmente formando touceira, tolerante a sombra e de crescimento lento. Atinge de 1 a 4 m de altura, ocupando o sub-bosque da floresta, e de 2,5 a 4 cm de diâmetro (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). Ocorre no Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, Minas Gerais e Goiás, na Mata Atlântica e no Cerrado (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). Espécies do gênero são restritas a áreas de floresta que recebem mais de 1.000 mm de chuva anual e possuem uma forte associação com o sub-bosque úmido e sombreado das florestas tropicais (Chazdon 1991). Espécie possui alta produtividade de frutos (100 a 500 frutos/estipe), frutos dispersados por aves, reprodução sexual, habita tanto o interior de florestas como também bordas, clareiras e áreas abertas e ocorrem em altas densidades (100 a 500 indivíduos/ha) (Pires 2006). Na região estudada as folhas são exploradas para a ornamentação de arranjos florais. Espécies do gênero *Geonoma* são de difícil identificação (Chazdon 1991). Portanto, para a confirmação da identificação desta espécie, foi levado material vegetativo e reprodutivo das cinco áreas de estudo para o Jardim Botânico do Rio de Janeiro. O material foi entregue ao doutorando Ricardo Reis que está fazendo uma revisão do gênero na sua tese. A confirmação da espécie *G. schottiana* foi feita por ele.

2.3 Coleta de dados

Desenho Amostral

Em cada fragmento foram estabelecidas em abril e maio de 2005 nove parcelas de 30 x 30 m (total: 0,81 ha) de forma sistemática. As parcelas foram distribuídas em três blocos, cada bloco com três parcelas distanciadas uma das outras por 50 metros e cada bloco com uma distância de 100 m entre si. Esse desenho foi adotado aqui para que em todos os fragmentos fosse possível amostrar relativamente a mesma heterogeneidade ambiental. Um bloco foi estabelecido exatamente no meio do fragmento, e para cada lado no sentido norte/sul e leste/oeste outro bloco foi estabelecido. No caso das duas Reservas, ao invés de ter sido usado o meio do fragmento, foi escolhida uma trilha, por motivos práticos.

Dentro de cada fragmento, as áreas amostradas têm visualmente inclinação do terreno e umidade do solo similares para que sejam evitados efeitos diversos nas populações (Chazdon 1996, Scariot 1996), ou seja, foram evitadas áreas brejosas e áreas muito inclinadas.

Nessas parcelas foram amostrados todos os indivíduos das três espécies de palmeiras, *Astrocaryum aculeatissimum*, *Euterpe edulis* e *Geonoma schottiana*, de junho a setembro de 2005.

Dados morfológicos e definição de estádios ontogenéticos

Todos os indivíduos não reprodutivos das três espécies encontrados dentro das parcelas tiveram registradas as seguintes medidas: DAS (diâmetro a altura do solo – logo acima das raízes caulígenas aéreas na base do estipe – Alves *et al.* 2004), altura até a inserção da bainha da folha mais baixa (comprimento do estipe) e número de folhas. Para os indivíduos reprodutivos, foram registrados: DAS e altura até a inserção da bainha da folha mais baixa (comprimento do estipe). Apenas para os reprodutivos da espécie *G. schottiana* foi contado o número de folhas. Cada indivíduo teve medido o DAS em duas direções para ser feita uma média (DAS médio). No caso de indivíduos que não apresentaram estipe aparente (sem estipe acima do solo ou este coberto por bainhas foliares), não foi medida a altura. O DAS nesses casos representa o diâmetro das bainhas foliares, sendo dependente da quantidade de folhas produzidas pela planta, ou de bainhas que permaneceram aderidas ao caule.

Esses dados são importantes para auxiliar na distinção dos estádios ontogenéticos de cada espécie (Gatsuk *et al.* 1980) e para conseqüente análise da estrutura e dinâmica das populações (Silva-Matos 1995, Souza *et al.* 2000). Outras características macro-morfológicas externas de cada planta foram observadas para a definição dos estádios ontogenéticos: partição do limbo foliar, podendo ser inteiro, pinatissecto ou transicional (parte inteira e parte pinatissecta), presença ou ausência de estipe aéreo e presença ou ausência de estruturas reprodutivas. Portanto, foram consideradas características qualitativas e quantitativas de cada planta. Para a caracterização das touceiras da espécie *A. aculeatissimum* foram cavadas 10 touceiras nos dias 24 e 25 de outubro de 2006, sendo 7 no fragmento Santa Helena e 3 na ReBio Poço das Antas. Cada clone (“indivíduo”) da touceira foi classificado quanto ao seu estágio ontogenético, assim como os indivíduos solitários.

Comparação dos Estádios Ontogenéticos entre os fragmentos

Os estádios ontogenéticos foram comparados usando o teste Kruskal-Wallis (dados não possuem distribuição normal de acordo com o teste D’Agostino-Pearson, $p < 0,001$, Zar 1999) para a comparação das características quantitativas (número de folhas vivas, DAS médio e altura) entre os 5 fragmentos estudados. Os fragmentos serão citados como: fragmento 1 - Reserva Biológica de Poço

das Antas (3.500 ha), fragmento 2 - Reserva Biológica União (2.400 ha), fragmento 3 - Santa Helena (57 ha), fragmento 4 - Estreito (21 ha) e fragmento 5- Afetiva - Jorge (19 ha).

O número de indivíduos/touceira de *A. aculeatissimum* entre as áreas foi comparado pelo teste Kruskal-Wallis (dados não possuem distribuição normal de acordo com o teste D'Agostino-Pearson, $p < 0,001$, Zar 1999).

Todas as análises foram realizadas no SYSTAT software 11 (SYSTAT 2004).

3. Resultados

Foram amostrados em 2005, 2758 indivíduos de *Astrocaryum aculeatissimum*, 1146 indivíduos de *Euterpe edulis* e 2470 indivíduos de *Geonoma schottiana*, num total de 6374 indivíduos das 3 espécies nos 5 fragmentos estudados. O número de indivíduos de cada espécie variou entre os fragmentos (Tabela 1). *Astrocaryum aculeatissimum* foi mais abundante num dos maiores fragmentos e menos abundante num dos menores. *Euterpe edulis* e *Geonoma schottiana* foram mais abundantes no maior fragmento e menos abundantes no segundo maior fragmento.

Tabela 1. Número de indivíduos de todos os estádios ontogenéticos amostrados em 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	<i>Astrocaryum aculeatissimum</i>	<i>Euterpe edulis</i>	<i>Geonoma schottiana</i>
1	309	859	1827
2	1253	14	6
3	556	156	210
4	42	27	372
5	598	90	55

Dados morfométricos e definição de estádios ontogenéticos

Astrocaryum aculeatissimum foi dividido em 5 estádios ontogenéticos, 4 estádios pré-reprodutivos e um reprodutivo. Esses estádios foram definidos por características como ausência (3

estádios) e presença (2 estádios) de estipe aéreo. Os 3 estádios sem estipe aéreo foram definidos de acordo com o tipo de folha. Os 2 estádios com presença de estipe aéreo foram definidos de acordo com a ausência ou presença de estruturas reprodutivas (Figura 1): **Plântula** – indivíduos com folhas bifidas, **Infante** – indivíduos com presença de folhas transicionais (transicional, entre bifida e pinada), **Jovem** – indivíduos com folhas pinadas, sem presença de estipe aéreo, **Imaturo ou Virgem** – indivíduos com estipe aparente, mas sem sinal de evento reprodutivo, **Reprodutivos ou Adultos** – indivíduos com sinal de evento reprodutivo (presença de inflorescência ou infrutescência). Essa espécie ainda ocorreu formando **touceiras** e cada indivíduo da touceira foi classificado em um estágio.



Figura 1. Fotos de todos os estádios ontogenéticos da espécie *Astrocarium aculeatissimum* nas áreas de estudo. A e B- plântula; C e D- infante; E- jovem; F- imaturo ou virgem; G- reprodutivo ou adulto, H- frutos e I- touceira.

Plantas em diferentes estádios da espécie *A. aculeatissimum* apresentaram diferenças marcantes no número de folhas, com um aumento no número de folhas com o desenvolvimento ontogenético (Figura 2). O DAS e a altura (Figura 3) foram menores no estágio imaturo do que no reprodutivo, indicando que o tamanho, além da ausência de estruturas reprodutivas, é um indicador desses estádios.

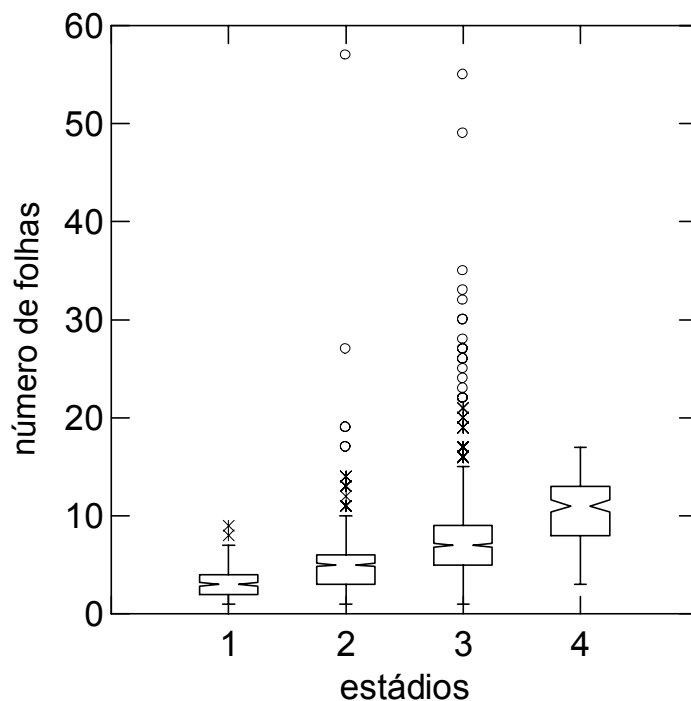


Figura 2. Número de folhas de *A. aculeatissimum* dos 4 estádios ontogenéticos no norte do Estado do Rio de Janeiro na coleta de 2005. 1- plântula (n= 295), 2- infante (n= 1035), 3- jovem (n= 942), 4- imaturo (n=167). Cada caixa (Box) representa 50% das observações, as barras verticais representam a amplitude total de distribuição (25% e 75%), os símbolos * representam valores extremos e ° representam os valores muito extremos. A porção “acinturada” da caixa representa o intervalo de confiança de 96% ao redor da mediana.

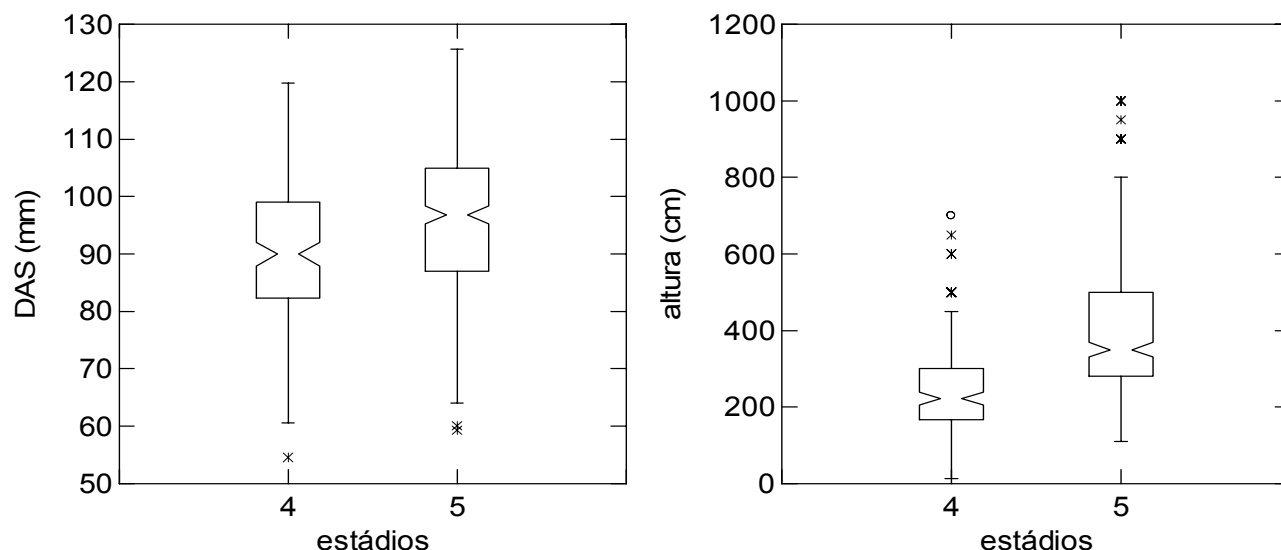


Figura 3. Diâmetro na altura do solo (DAS em mm) e altura (cm) de *A. aculeatissimum* dos 2 estádios ontogenéticos no norte do Estado do Rio de Janeiro na coleta de 2005. 4- imaturos (n=167), 5- reprodutivos (n=317). (Box) representa 50% das observações, as barras verticais representam a amplitude total de distribuição (25% e 75%), os símbolos * representam valores extremos e ° representam os valores muito extremos. A porção “acinturada” da caixa representa o intervalo de confiança de 96% ao redor da mediana.

Foram amostrados 89 rametas nas 10 touceiras cavadas de *A. aculeatissimum* (Anexo 1). O número de rametas variou de 2 a 35 por touceira. Foram amostrados rametas em todos os estádios ontogenéticos nas 10 touceiras. Estipes sem folhas encontrados nas touceiras, foram considerados como rametas mortas. Apenas em quatro touceiras foram encontrados indivíduos não clonais. Certamente esses são indivíduos estabelecidos dentro da touceira pela germinação de frutos produzidos na própria touceira. Ou seja, em 60% das touceiras cavadas, todos os “indivíduos” eram clonais (rametas), sendo o número de clones por touceira variando de 4 a 35. Nas 4 touceiras (40%) em que ocorreram indivíduos não clonais, 7 deles não eram clonais (estabelecidos a partir de semente), variando de 1 a 3 por touceira, e 4 eram clonais, variando de 0 a 3 clones por touceira.

Foram reconhecidos quatro estádios ontogenéticos em *Euterpe edulis*, sendo três estádios pré-reprodutivos e um reprodutivo. Esses estádios foram definidos por características como ausência (dois estádios) e presença (dois estádios) de estipe aéreo. Os dois estádios sem estipe aéreo foram definidos de acordo com o aparecimento da folha madura (pinada). Os dois estádios com presença de estipe aéreo foram definidos de acordo com a ausência ou presença de estruturas reprodutivas. O estágio com presença de estipe aéreo, mas sem sinal de evento reprodutivo, foi dividido em duas classes de tamanho de acordo com o DAS. Para tanto, foi usado a definição de jovem elaborada por Carvalho *et al.* (1999),

onde jovens são aqueles indivíduos com estipe aparente e com até 52 mm de DAS. Essa medida foi usada para permitir comparação. Portanto, para a definição das 5 classes, foram usados tanto características quantitativas (DAS) como qualitativas (tipo de folha e ausência ou presença de estipe e sinal de evento reprodutivo), sendo (Figura 4): **Plântula** – indivíduos com folhas palmadas ou leque, **Infante** – indivíduos com a presença de folhas pinadas e sem estipe aparente, **Jovem** – indivíduos com estipe aparente e DAS máximo de 52 mm, **Imaturo ou Virgem** – indivíduos com estipe aparente, com DAS maior do que 52 mm, mas sem sinal de evento reprodutivo, **Reprodutivo ou Adultos** – indivíduos com sinal de evento reprodutivo (presença de inflorescência ou infrutescência). Essa espécie não se apresentou em forma de **touceiras**, porém foram encontrados alguns indivíduos apresentando ramificação ao longo do estipe. Para a caracterização dos estádios, esses indivíduos foram retirados da análise por não serem indivíduos característicos da população.

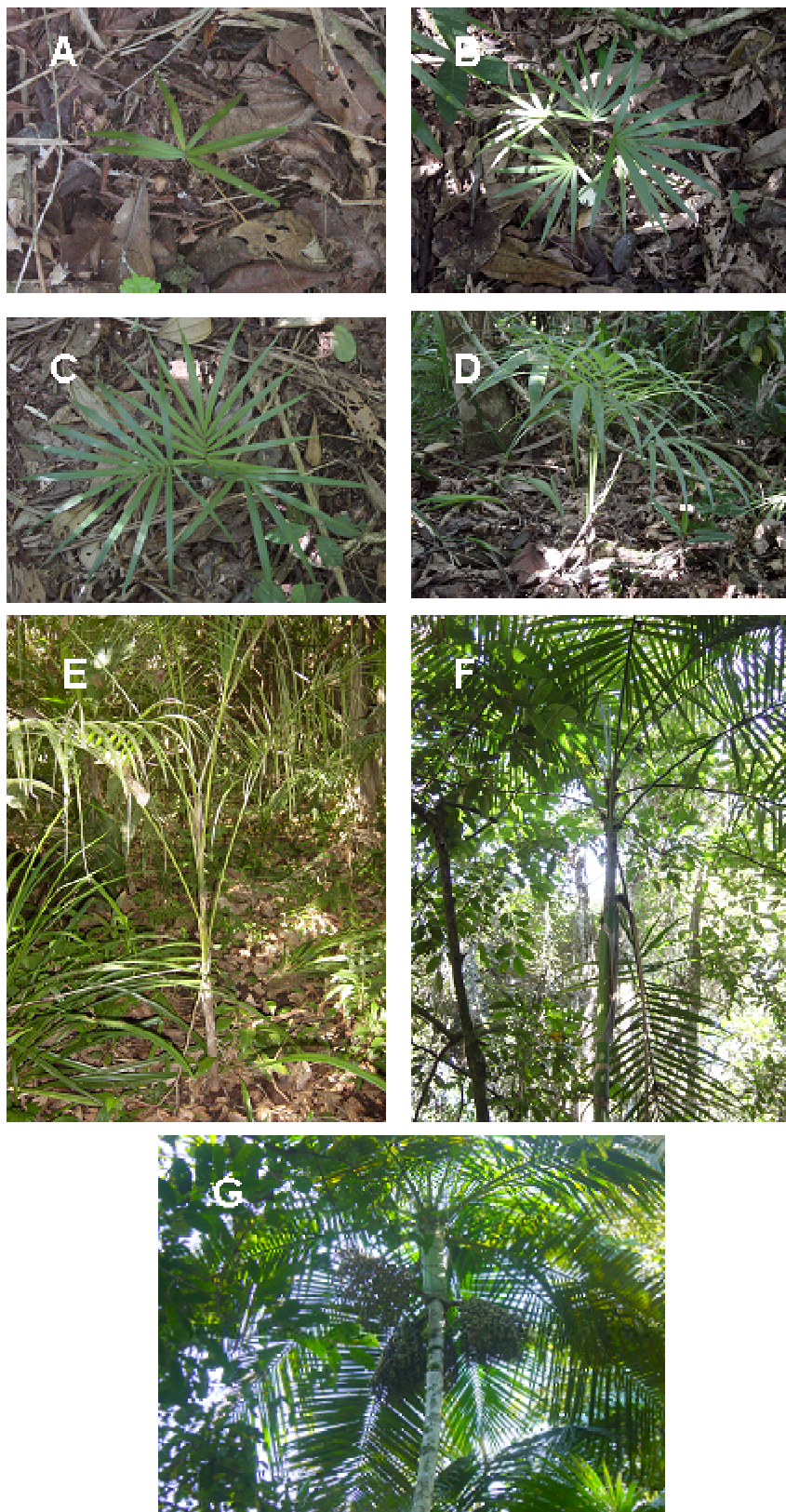


Figura 4. Fotos de todos os estádios ontogenéticos da espécie *Euterpe edulis* nas áreas de estudo. A e B- plântula; C e D- infante; E- jovem; F- imaturo ou virgem; G- reprodutivo ou adulto

Plantas em diferentes estádios da espécie *E. edulis* apresentaram diferenças marcantes no número de folhas. Com um aumento progressivo no número de folhas com o aumento do desenvolvimento ontogenético (Figura 5). O mesmo aconteceu com o DAS (Figura 6) e altura (Figura 7) indicando que o estágio imaturo difere do reprodutivo não somente pela ausência de estrutura reprodutiva, como também pelo tamanho.

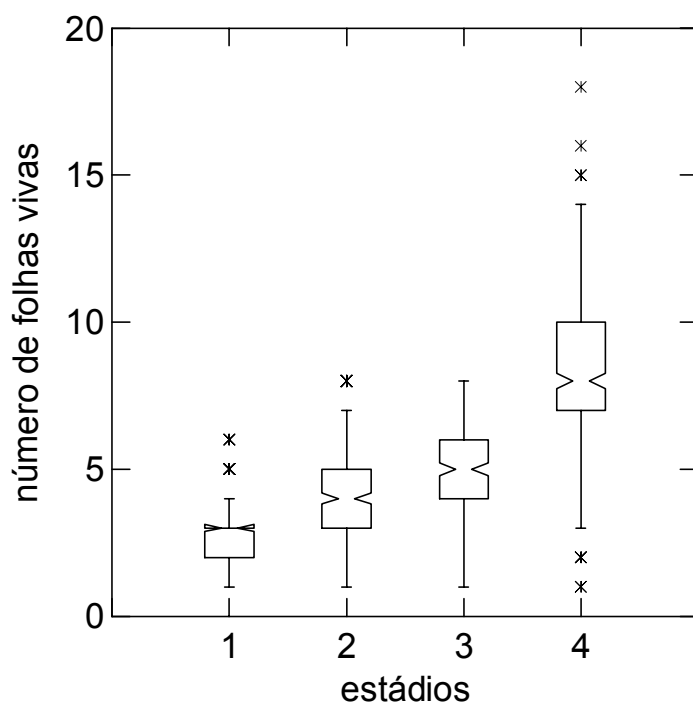


Figura 5. Número de folhas de *E. edulis* dos 4 estádios ontogenéticos no norte do Estado do Rio de Janeiro na coleta de 2005. 1- plântula (n= 188), 2- infante (n= 292), 3- jovem (n= 214), 4- imaturo (n=336). Cada caixa (Box) representa 50% das observações, as barras verticais representam a amplitude total de distribuição (25% e 75%), os símbolos * representam valores extremos e ° representam os valores muito extremos. A porção “acinturada” da caixa representa o intervalo de confiança de 96% ao redor da mediana.

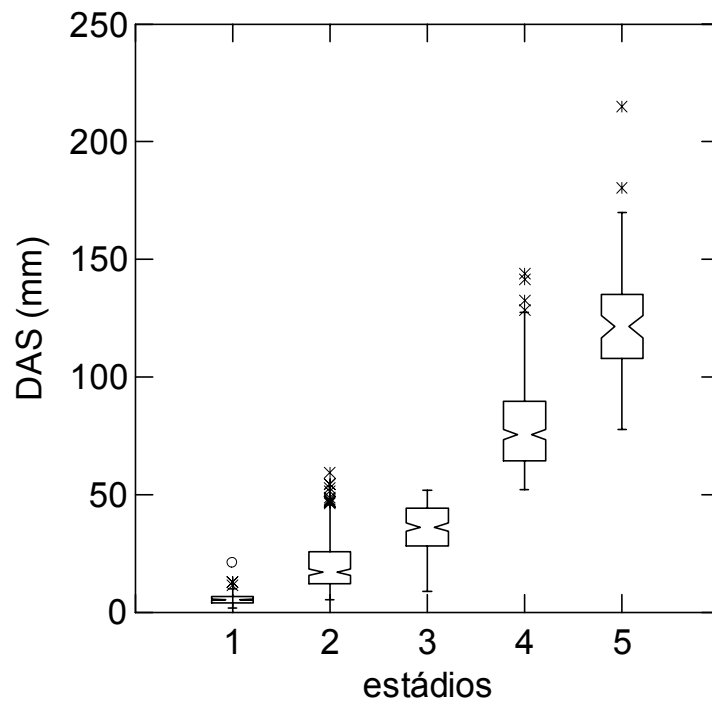


Figura 6. DAS (mm) de *E. edulis* dos 5 estádios ontogenéticos no norte do Estado do Rio de Janeiro na coleta de 2005. 1- plântula (n= 188), 2- infante (n= 292), 3- jovem (n= 214), 4- imaturo (n=336), 5- reprodutivo (n= 79). Cada caixa (Box) representa 50% das observações, as barras verticais representam a amplitude total de distribuição (25% e 75%), os símbolos * representam valores extremos e ° representam os valores muito extremos. A porção “acinturada” da caixa representa o intervalo de confiança de 96% ao redor da mediana.

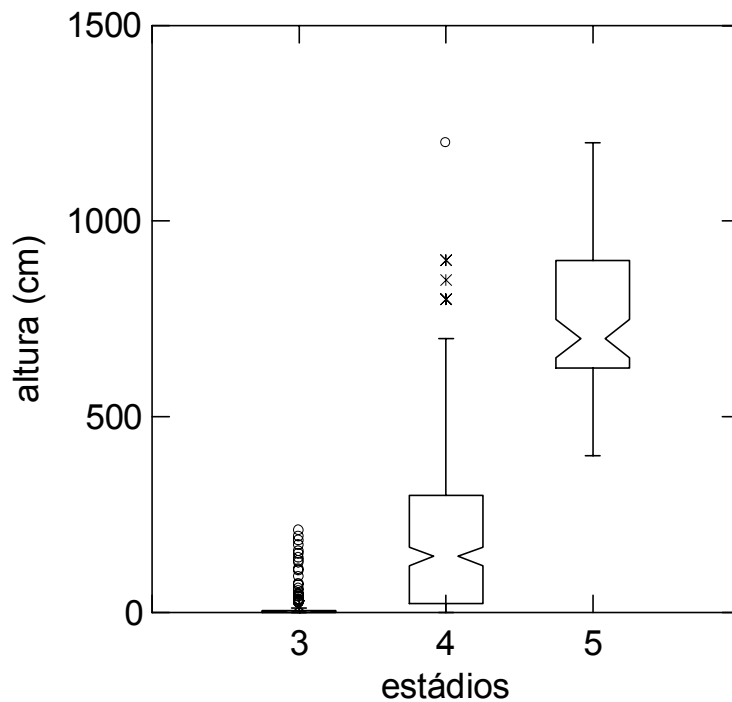


Figura 7. Altura (cm) de *E. edulis* dos 3 estádios ontogenéticos no norte do Estado do Rio de Janeiro na coleta de 2005. 3- jovem (n= 214), 4- imaturo (n=336), 5- reprodutivo (n= 79). Cada caixa (Box) representa 50% das observações, as barras verticais representam a amplitude total de distribuição (25% e 75%), os símbolos * representam valores extremos e ° representam os valores muito extremos. A porção “acinturada” da caixa representa o intervalo de confiança de 96% ao redor da mediana.

Foram reconhecidos três estádios ontogenéticos em *Geonoma schottiana*, dois estádios pré-reprodutivos e um reprodutivo. Esses estádios foram definidos pela ausência (um estágio) ou presença (dois estádios) de estipe aéreo. O estágio sem estipe aéreo foi dividido em duas classes de tamanho de acordo com a presença ou ausência de DAS. Vale lembrar que nesses casos o DAS representa o diâmetro das bainhas foliares, sendo dependente da quantidade de folhas produzidas pela planta, ou de bainhas que permaneceram aderidas ao caule. Os dois estádios com presença de estipe aéreo foram definidos de acordo com a ausência ou presença de estruturas reprodutivas. O estágio com presença de estipe aéreo, mas sem sinal de evento reprodutivo foi dividido em duas classes de tamanho de acordo com o DAS. Para tanto, o menor DAS apresentado por um indivíduo com sinal de evento reprodutivo foi usado como base para dividir essas duas classes. Portanto, para a definição das 5 classes, foram usados tanto características quantitativas (DAS) como qualitativas (ausência ou presença de estipe e sinal de evento reprodutivo), sendo (Figura 8): **Plântula** – indivíduos somente com folhas bífidas, sem DAS e sem estipe aparente, **Infante** – indivíduos com folhas bífidas, transicionais ou pinadas, com

DAS formado pela bainha das folhas, mas sem estipe aparente, **Jovem** – indivíduos com presença de estipe aéreo e com DAS máximo de 30 mm, **Imaturo ou Virgem** – indivíduos com presença de estipe aéreo com DAS maior do que 30 mm mas sem sinal de evento reprodutivo e **Reprodutivo ou Adultos** – indivíduos com estipe aparente e com sinal de evento reprodutivo (presença de inflorescência ou infrutescência). Essa espécie apresentou forma de **touceiras** e cada indivíduo da touceira foi classificado em um estágio.



Figura 8. Fotos de todos os estádios ontogenéticos da espécie *Geonoma schottiana* nas áreas de estudo. A- plântula; B e C- infante; D- jovem; E- imaturo ou virgem; F- frutos; G- reprodutivo ou adulto.

Plantas em diferentes estádios de *G. schottiana* apresentaram diferenças marcantes no número de folhas, com um aumento no número de folhas com o desenvolvimento (Figura 9), exceto nos estádios infante e jovem que apresentaram o mesmo número de folhas. O DAS (Figura 10) e a altura (Figura 11) aumentaram com o desenvolvimento. O estágio imaturo não diferiu do reprodutivo apenas pela ausência de estrutura reprodutiva, mas também por apresentar tamanho diferente.

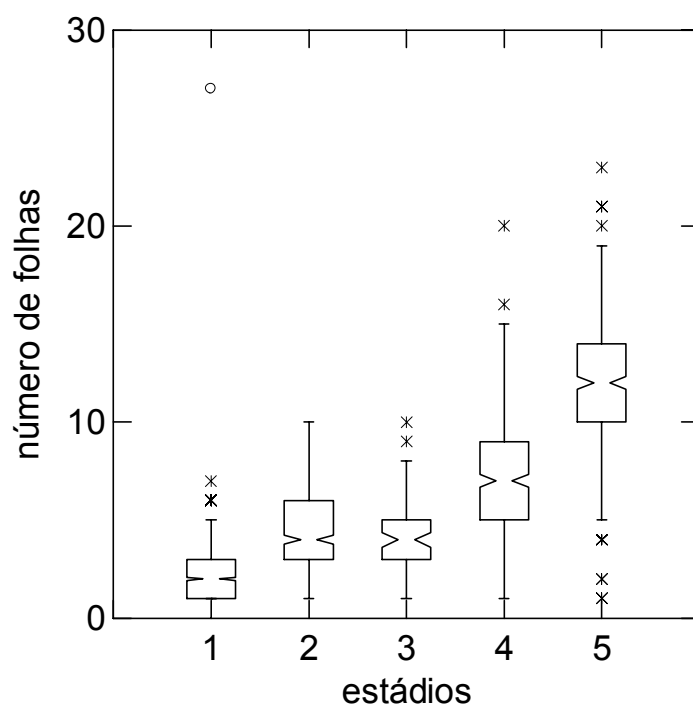


Figura 9. Número de folhas de *G. schottiana* dos 5 estádios ontogenéticos no norte do Estado do Rio de Janeiro na coleta de 2005. 1- plântula (n= 1261), 2- infante (n= 394), 3- jovem (n= 71), 4- imaturo (n=368), 5- reprodutivo (n= 376). Cada caixa (Box) representa 50% das observações, as barras verticais representam a amplitude total de distribuição (25% e 75%), os símbolos * representam valores extremos e ° representam os valores muito extremos. A porção “acinturada” da caixa representa o intervalo de confiança de 96% ao redor da mediana.

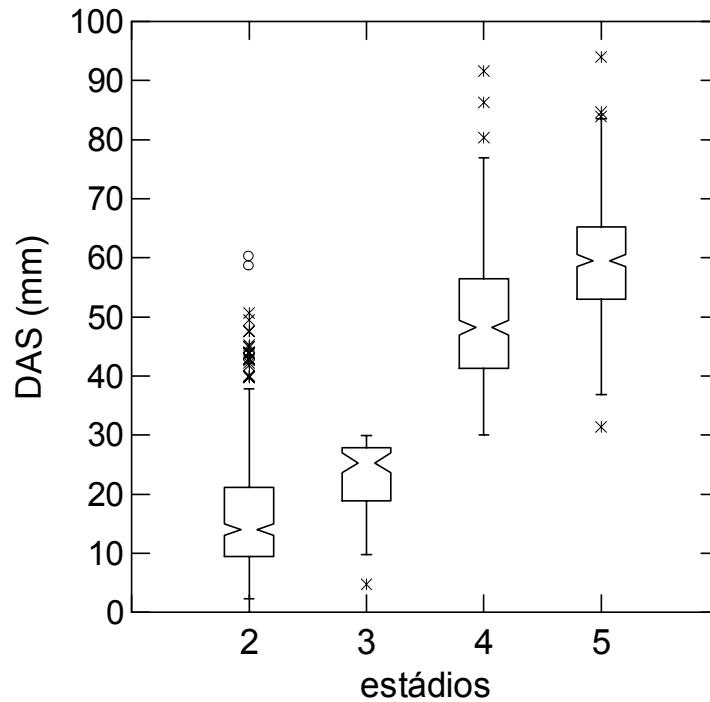


Figura 10. Diâmetro na altura do solo (DAS em mm) de *G. schottiana* dos 4 estádios ontogenéticos no norte do Estado do Rio de Janeiro na coleta de 2005. 2- infante (n= 394), 3- jovem (n= 71), 4- imaturo (n=368), 5- reprodutivo (n= 376). Cada caixa (Box) representa 50% das observações, as barras verticais representam a amplitude total de distribuição (25% e 75%), os símbolos * representam valores extremos e ° representam os valores muito extremos. A porção “acinturada” da caixa representa o intervalo de confiança de 96% ao redor da mediana.

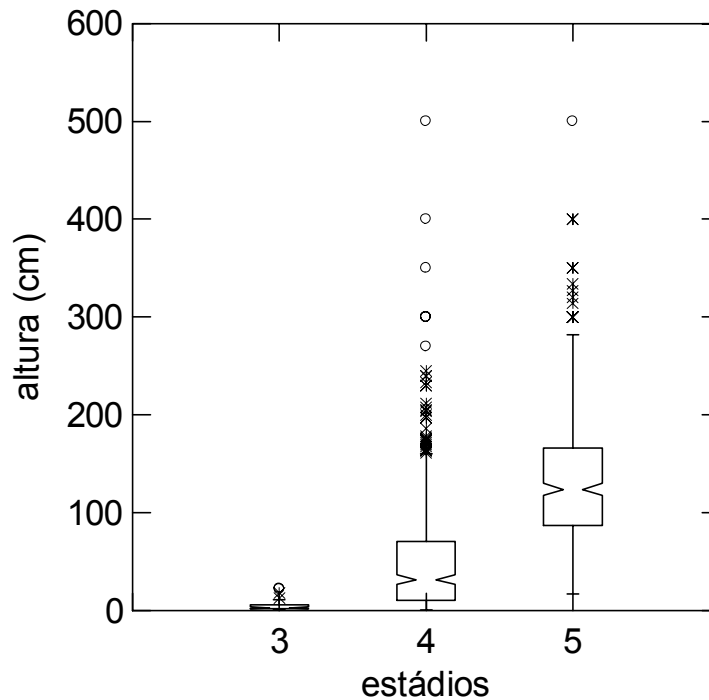


Figura 11. Altura (cm) de *G. schottiana* dos 3 estádios ontogenéticos no norte do Estado do Rio de Janeiro na coleta de 2005. 3- jovem (n= 71), 4- imaturo (n=368), 5- reprodutivo (n= 376). Cada caixa (Box) representa 50% das observações, as barras verticais representam a amplitude total de distribuição (25% e 75%), os símbolos * representam valores extremos e ° representam os valores muito extremos. A porção “acinturada” da caixa representa o intervalo de confiança de 96% ao redor da mediana.

Comparação dos estádios ontogenéticos entre os fragmentos

Astrocaryum aculeatissimum

A. aculeatissimum se apresentou como indivíduos solitários e como touceira. Do total de 2754 indivíduos amostrados em 2005 nos 5 fragmentos, mais da metade (56,57% - 1558 indivíduos) se apresentaram como touceira (Tabela 2). Foram amostradas um total de 306 touceiras, sendo que o número de rametas (clones) por touceira variou de 2 a 42, com uma mediana de 4.

Tabela 2. Número de indivíduos de todos os estádios ontogenéticos amostrados de *Astrocaryum aculeatissimum* na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	número de indivíduos	número de indivíduos em touceira	número de touceiras
1	309	58 (18,77%)	14
2	1253	633 (50,51%)	151
3	552	322 (58,33%)	65
4	42	42 (100%)	1
5	598	503 (84,11%)	75

O número de indivíduos por touceira diferiu entre os fragmentos (Kruskal-Wallis= 24,274, gl= 4, $p < 0,001$). As touceiras no menor fragmento apresentaram um maior número de rametas do que nos demais fragmentos (Figura 12).

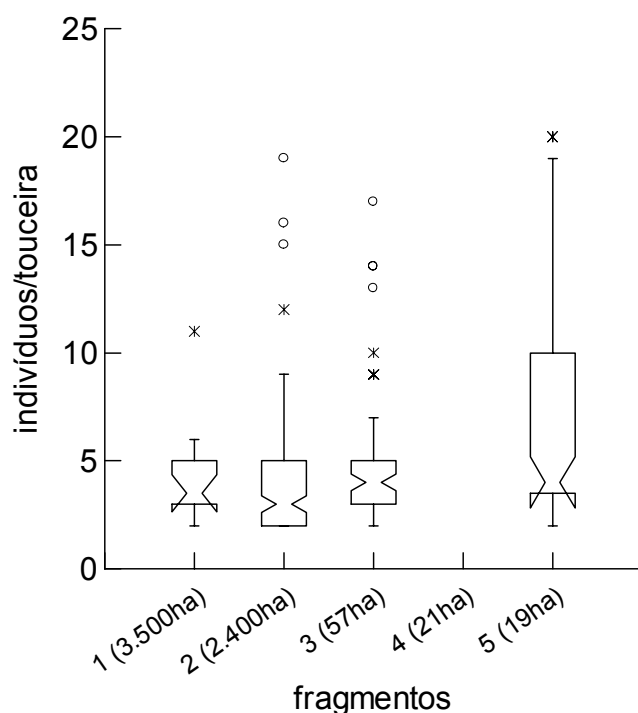


Figura 12. Número de indivíduos por touceira de *A. aculeatissimum* em todos os estádios ontogenéticos em 5 fragmentos florestais de diferentes tamanhos (1- Reserva Biológica de Poço das Antas, 2- Reserva Biológica União, 3- Santa Helena, 4- Estreito (dado excluído para facilitar a visualização), 5- Afetiva-Jorge no norte do Estado do Rio de Janeiro na coleta de 2005). Cada caixa (Box) representa 50% das observações, as barras verticais representam a amplitude total de distribuição (25% e 75%), os símbolos * representam valores extremos e ° representam os valores muito extremos. A porção “acinturada” da caixa representa o intervalo de confiança de 96% ao redor da mediana.

Foram analisadas 295 plântulas, que possuíam de 1 a 9 folhas bífidas vivas (Tabela 3). O número de folhas por indivíduo variou com o tamanho do fragmento (Kruskal-Wallis Test = 39,42, gl= 4, $p < 0,001$), sendo que indivíduos em fragmentos menores apresentavam menos folhas, exceto para o menor fragmento (19ha).

Tabela 3. Mediana (mínimo e máximo) do número de folhas vivas das plântulas da espécie *Astrocaryum aculeatissimum* amostradas na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	Número de indivíduos amostrados	Folhas vivas
1	66	4 (1 - 9)
2	153	3 (1 - 7)
3	42	2 (1 - 5)
4	3	1 (1 - 2)
5	31	2 (1 - 7)

Foram amostrados 1035 infantes, que possuíam de 1 a 57 folhas vivas (Tabela 4). O número de folhas vivas diferiu com o tamanho do fragmento (Kruskal-Wallis Test = 81,53, gl= 4, $p < 0,001$), sendo que indivíduos em fragmentos menores apresentavam menos folhas vivas, exceto no menor fragmento (19ha).

Tabela 4. Mediana (mínimo e máximo) do número de folhas vivas dos infantes da espécie *Astrocaryum aculeatissimum* amostradas na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	Número de indivíduos amostrados	Folhas vivas
1	125	6 (1 - 12)
2	566	5 (1 - 27)
3	148	5 (1 - 57)
4	27	3 (1 - 13)
5	169	4 (1 - 19)

Foram amostrados 942 jovens, com 1 a 55 folhas vivas pinadas (Tabela 5) e diferenças de número de folhas vivas entre fragmentos (Kruskal-Wallis Test = 28,54, gl= 4, $p = 0,000$). Os indivíduos com o maior número de folhas encontravam-se nos maiores fragmentos (fragmentos 1 e 3, seguidos 2). Os indivíduos com o menor número de folhas encontram-se nos menores fragmentos.

Tabela 5. Mediana (mínimo e máximo) do número de folhas vivas dos jovens da espécie *Astrocaryum aculeatissimum* amostradas na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	Número de indivíduos amostrados	Folhas vivas
1	96	8 (1 – 49)
2	338	7 (1 – 33)
3	245	8 (2 – 55)
4	4	6,5 (5 -7)
5	259	6 (1 – 26)

Um total de 167 imaturos foram analisados, apresentando de 3 a 17 folhas vivas (Tabela 6). Não houve diferença no número de folhas vivas dos indivíduos entre os fragmentos (Kruskal-Wallis Test = 3,08, gl= 4, p= 0,544). A altura variou de 13 cm a 7 m, e dependeu do fragmento estudado (Kruskal-Wallis Test = 18,893, gl= 4, p= 0,001). Os indivíduos mais altos encontravam-se no fragmento 4 (21 ha) e os mais baixos no maior fragmento (3.500 ha). O DAS variou de 54,56 a 119,78 cm, diferindo entre fragmentos (Kruskal-Wallis Test = 21,22, gl= 4, p< 0,001), sendo os indivíduos de menor DAS presentes nos fragmentos 1 e 4.

Tabela 6. Mediana (mínimo e máximo) do número de folhas vivas, da altura (cm) e do DAS médio (mm) dos imaturos da espécie *Astrocaryum aculeatissimum* amostradas na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	Número de indivíduos amostrados	Folhas vivas	Altura (cm)	DAS médio (mm)
1	7	8 (6 - 13)	125 (13 - 215)	74,33 (54,56 - 91,83)
2	72	11 (3 - 17)	225 (110 - 700)	92,62 (60,61 - 113,30)
3	47	11 (5 - 17)	280 (32 - 700)	88,30 (73,46 - 119,77)
4	3	10 (9 - 10)	350 (300 - 350)	64,89 (62,51 - 73,58)
5	38	11 (5 - 16)	200 (85 - 500)	91,97 (72,06 - 113,12)

Foram amostrados 317 reprodutivos com altura variando de 1,10 a 10 m e DAS de 59,3 a 125,7 mm (Tabela 7). Tanto a altura (Kruskal-Wallis Test = 34,18, gl= 4, p< 0,000) como o DAS (Kruskal-Wallis Test = 36,06, gl= 4, p< 0,000) dos indivíduos reprodutivos diferiu entre fragmentos. Os indivíduos mais baixos estavam localizados no maior fragmento e os mais finos no fragmento 4.

Tabela 7. Mediana (mínimo e máximo) do altura (m) e do DAS médio (mm) dos reprodutivos da espécie *Astrocaryum aculeatissimum* amostradas na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	Número de indivíduos amostrados	Altura (m)	DAS médio (mm)
1	15	200 (163 - 350)	93,89 (78,06 - 113,18)
2	124	350 (110 - 1000)	89,63 (59,29 - 125,7)
3	72	300 (145 - 750)	98,83 (64,07 - 123,28)
4	5	400 (300 - 450)	82,87 (70,06 - 88,80)
5	101	400 (171 - 1000)	100,13 (77,88 - 124,33)

Euterpe edulis

Na Reserva Biológica Poço das Antas (fragmento 1) foi amostrado um total de 859 indivíduos de *E. edulis*, sendo que 1 indivíduo jovem e 1 imaturo apresentaram ramificações. O indivíduo jovem apresentou 8 brotos (3 plântulas e 5 imaturos) e o imaturo 10 (3 plântulas, 5 infantes e 2 jovens), num total de 20 indivíduos com ramificações (2,33% da população). No fragmento Santa Helena (fragmento 3) foi amostrado um total de 156 indivíduos, sendo que 3 apresentaram ramificações (1,92% da população), 1 indivíduo infante, 1 jovem e 1 imaturo. O indivíduo infante apresentou 3 ramificações (2 plântulas e 1 infante), o jovem apresentou 2 infantes e o imaturo apenas 1 jovem. No fragmento Afetiva Jorge (fragmento 5) foi amostrado um total de 90 indivíduos, sendo que 1 indivíduo (1,1% da população) sem folhas apresentou 8 brotos, sendo 1 infante, 5 jovens, 1 imaturo e 1 reprodutivo. Estes indivíduos foram tirados da análise por não serem indivíduos característicos dos estádios.

Plântula – foram analisados 188 indivíduos nesse estágio, estes possuem de 1 a 6 folhas leques vivas (Tabela 8). O número de folhas vivas das plântulas não foi afetado pelo tamanho do fragmento (Kruskal-Wallis Test = 6,679, gl= 4, p= 0,154). O DAS variou de 1,71 a 21 mm e foi afetado pelo tamanho do fragmento (Kruskal-Wallis Test = 23,682, gl= 4, p< 0,000). Indivíduos dos fragmentos 4 e 5 apresentaram menor DAS do que os localizados nos fragmentos 1, 2 e 3.

Tabela 8. Mediana (mínimo e máximo) do número de folhas vivas e do DAS médio (mm) das plântulas da espécie *Euterpe edulis* amostradas na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	Número de indivíduos amostrados	Folhas vivas	DAS médio (mm)
1	145	3 (1 - 6)	5,52 (1,71 - 21)
2	5	2 (1 - 6)	5,42 (3,45 - 6,55)
3	18	3 (2 - 5)	5,24 (2,61 - 7,52)
4	7	3 (1 - 4)	4,30 (2,13 - 7,44)
5	13	2 (1 - 4)	3,04 (2,03 - 5,14)

Infante – foram encontrados 292 indivíduos nesse estádio. Estes possuem de 1 a 8 folhas vivas (Tabela 9). O número de folhas vivas dos infantes não foi afetado pelo tamanho do fragmento (Kruskal-Wallis Test = 7,427, gl= 4, p= 0,115). O DAS, variou de 5,30 a 59,27 mm e foi afetado pelo tamanho do fragmento (Kruskal-Wallis Test = 9,628, gl= 4, p= 0,047). Os indivíduos situados no menor fragmento (5) são mais grossos dos que aqueles localizados nos demais fragmentos.

Tabela 9. Mediana (mínimo e máximo) do número de folhas vivas e do DAS médio (mm) dos infantes da espécie *Euterpe edulis* amostradas na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	Número de indivíduos amostrados	Folhas vivas	DAS médio (mm)
1	260	4 (1 - 8)	17,23 (5,78 - 59,27)
2	4	3,5 (3 - 5)	11,53 (8,08 - 32,73)
3	18	4 (2 - 8)	12,25 (5,30 - 40,78)
4	3	5 (4 - 6)	15,48 (13,20 - 20,41)
5	7	5 (3 - 8)	26,92 (11,83 - 41,49)

Jovem – foram amostrados 214 indivíduos nesse estádio. Estes possuem de 1 a 8 folhas pinadas vivas (Tabela 10). O número de folhas vivas dos jovens não foi afetado pelo tamanho do fragmento (Kruskal-Wallis Test = 8,632, gl= 4, p= 0,071). Nesse estádio, a altura dos indivíduos variou de 0,5 a 210 cm. Foi encontrada diferença na altura dos jovens entre os 5 fragmentos estudados (Kruskal-Wallis Test = 37,55, gl= 4, p<0,000). Os menores fragmentos apresentaram os indivíduos mais altos, exceto no fragmento 4 onde só foi amostrado 3 indivíduos dessa classe. O DAS variou de 8,9 a 51,81 mm. O DAS não foi diferente entre os fragmentos (Kruskal-Wallis Test = 7,165, gl= 4, p= 0,127).

Tabela 10. Mediana (mínimo e máximo) do número de folhas vivas, da altura (cm) e do DAS médio (mm) dos jovens da espécie *Euterpe edulis* amostradas na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	Número de indivíduos amostrados	Folhas vivas	Altura (cm)	DAS médio (mm)
1	150	5 (1 - 8)	2 (0,5 - 194)	35,57 (8,9 - 51,66)
2	4	4 (2 - 5)	2,5 (1,5 - 111)	25,52 (15,63 - 35,03)
3	46	4 (1 - 7)	9,5 (1 - 210)	37,255 (14,36 - 51,81)
4	3	4 (2 - 6)	1 (1 - 16)	33,41 (18,40 - 48,41)
5	11	5 (3 - 8)	6,5 (1 - 157)	41,13 (32,60 - 51,78)

Imaturo ou Virgem – foram amostrados 336 indivíduos nesse estágio e somente um indivíduo no fragmento 2. Estes possuem de 1 a 18 folhas pinadas vivas (Tabela 11). O número de folhas dos indivíduos variou de acordo com o tamanho do fragmento (Kruskal-Wallis Test = 25,719, gl= 4, $p < 0,000$). Indivíduos localizados no maior fragmento apresentaram menor número de folhas do que os encontrados nos demais fragmentos. A altura dos indivíduos nesse estágio variou de 1 cm a 12 m, e também variou de acordo com o tamanho do fragmento (Kruskal-Wallis Test = 80,079, gl= 4, $p < 0,000$). Os indivíduos mais baixos foram encontrados no maior fragmento. O DAS variou de 52,01 mm a 143,86 mm, e novamente foi encontrada diferença nessa medida de acordo com o tamanho do fragmento (Kruskal-Wallis Test = 10,771, gl= 4, $p = 0,029$). Os indivíduos com o maior DAS foram os encontrados no fragmento 4, seguidos pelos localizados no 5.

Tabela 11. Mediana (mínimo e máximo) do número de folhas vivas, da altura e do DAS médio (mm) dos imaturos da espécie *Euterpe edulis* amostradas na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	Número de indivíduos amostrados	Folhas vivas	Altura (cm)	DAS médio (mm)
1	216	8 (1 - 16)	67 (1,0 - 1200)	73,79 (52,09 - 143,86)
2	1	7	91,00	86,18
3	63	9 (3 - 14)	250 (3,5 - 900)	74,32 (52,01 - 108,79)
4	12	11,5 (8 - 18)	350 (2 - 900)	92,66 (52,61 - 123,29)
5	44	10 (1 - 14)	350 (31 - 850)	80,71 (54,56 - 112,18)

Reprodutivo ou Adultos – foram analisados um total de 79 indivíduos nesse estágio. Indivíduos nesse estágio não foram encontrados no fragmento 2. A altura dos indivíduos variou de 4 a 12 m (Tabela 12).

Não foi encontrada diferença na altura entre os indivíduos localizados nas 4 áreas de estudo (Kruskal-Wallis Test = 3,422, gl= 3, p= 0,331). O DAS variou de 77,65 a 214,93 mm. Foi encontrada diferença no DAS dos indivíduos de acordo com o tamanho do fragmento (Kruskal-Wallis Test = 17,591, gl= 3, p= 0,001). Indivíduos encontrados no fragmento 3 apresentaram o menor DAS do estudo.

Tabela 12. Mediana (mínimo e máximo) da altura (m) e do DAS médio (mm) dos reprodutivos da espécie *Euterpe edulis* amostradas na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	Número de indivíduos amostrados	Altura (m)	DAS médio (mm)
1	68	8 (4 - 12)	123,91 (86,75 - 214,93)
2*	0	-	-
3	2	7,5 (6 - 9)	81,50 (77,65 - 85,35)
4	2	7,5 (7 - 8)	123,46 (113,27 - 133,65)
5	7	7 (5 - 8)	100,25 (94,31 - 112,30)

* Não foi encontrado indivíduos reprodutivos de *Euterpe edulis*.

Geonoma schottiana

G. schottiana se apresentou sob forma de indivíduos solitários e touceira. Porém, do total de 2469 indivíduos amostrados em 2005 nos 5 fragmentos, apenas 4,9% se apresentaram como touceira (Tabela 13). O número de touceiras encontradas foi de 31, com a mediana do número de indivíduos sendo 3 (mínimo de 2 indivíduos e máximo de 10). Não foi encontrada diferença do tamanho das touceiras entre os fragmentos (Kruskal-Wallis Test = 1,83, gl= 3, p= 0,608). Nenhum indivíduo reprodutivo foi encontrado formando touceira.

Tabela 13. Número de indivíduos amostrados de *Geonoma schottiana* e de indivíduos em touceiras, seguindo pela porcentagem, na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	Número de touceiras amostradas	Total de indivíduos	Indivíduos em touceira
1	6	1827	18 (0,98%)
2	0	6	0
3	10	209	49 (23,4%)
4	12	372	41 (11,02%)
5	3	55	13 (23,63%)
Total	31	2469	121 (4,9%)

Plântula – foram amostrados 1260 indivíduos nesse estágio ontogenético, porém nenhum foi encontrado no fragmento 2. Indivíduos nesse estágio possuem de 1 a 7 folhas bífidias vivas (Tabela 14). No fragmento 3 foi encontrado 1 indivíduo com 27 folhas vivas. O número de folhas vivas por plântula dependeu do tamanho do fragmento (Kruskal-Wallis Test = 37,487, gl= 3, $p < 0,000$). Os indivíduos nos fragmentos 1 e 3 apresentam um maior número de folhas do que os localizados nos fragmentos 4 e 5.

Tabela 14. Mediana (mínimo e máximo) do número de folhas vivas das plântulas da espécie *Geonoma schottiana* amostradas na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Números seguidos do tamanho do fragmento representam o número de indivíduos amostrados. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	Número de indivíduos amostrados	Folhas vivas
1	1002	2 (1 - 7)
2*	0	-
3	81	2 (1 - 6)
4	159	1 (1 - 5)
5	18	1 (1 - 2)

*Não foi encontrado plântulas de *Geonoma schottiana*.

Infante – foram encontrados 394 indivíduos nesse estágio, estes possuem de 1 a 10 folhas vivas (Tabela 15). Apenas um indivíduo desse estágio foi encontrado no fragmento 2. O DAS variou de 2,25 a 60,2 mm. Foi encontrada diferença no número de folhas (Kruskal-Wallis Test = 39,97, gl= 4, $p < 0,000$) e no DAS (Kruskal-Wallis Test = 46,98, gl= 4, $p < 0,000$) dos infantes dependendo do fragmento. Indivíduos localizados no maior fragmento possuem maior número de folhas e maior DAS do que nas demais áreas de estudo.

Tabela 15. Mediana (mínimo e máximo) do número de folhas vivas e do DAS médio (mm) dos infantes da espécie *Geonoma schottiana* amostradas na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	Número de indivíduos amostrados	Folhas vivas	DAS médio (mm)
1	158	5 (1 - 10)	17,78 (3,54 - 60,20)
2	1	8	26,08
3	77	4 (1 - 9)	12,49 (3,02 - 49,45)
4	137	4 (1 - 8)	11,57 (2,25 - 47,57)
5	21	4 (1 - 8)	9,82 (3,02 - 44,08)

Jovem – 71 indivíduos desse estágio foram analisados, estes possuem de 1 a 10 folhas vivas, altura varia de 1 a 22 cm e o DAS varia de 4,74 a 29,97 mm (Tabela 16). Jovens apresentam o mesmo número de folhas (Kruskal-Wallis Test = 6,34, gl= 4, p= 0,175) e DAS médio (Kruskal-Wallis Test = 7,36 gl= 4, p= 0,118), os quais independem do tamanho do fragmento, já altura dependeu do tamanho do fragmento (Kruskal-Wallis Test = 15,80, gl= 4, p= 0,003). Indivíduos com a menor estatura foram encontrados no fragmento 4.

Tabela 16. Mediana (mínimo e máximo) do número de folhas vivas, da altura (cm) e do DAS médio (mm) dos jovens da espécie *Geonoma schottiana* amostradas na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	Número de indivíduos amostrados	Folhas vivas	Altura (cm)	DAS médio (mm)
1	42	5 (1 - 10)	4,5 (1 - 22)	25,81 (11,31 – 29,97)
2	3	5 (2 - 9)	2 (1 - 9)	22,54 (11,55 – 26,05)
3	2	4,5 (4 - 5)	7,25 (3,5 - 11)	16,20 (4,74 – 27,67)
4	20	4 (1 - 6)	2 (1 - 7)	21,77 (9,76 – 28,72)
5	4	5 (4 - 6)	5,5 (2 - 23)	27,98 (22,35 – 28,62)

Imaturo ou Virgem – foram analisados 368 indivíduos nesse estágio. Apenas dois indivíduos desse estágio foram encontrados no fragmento 2. Indivíduos nesse estágio possuem de 1 a 20 folhas, altura varia de 1 cm a 5 m e o DAS varia de 30,05 a 91,64 mm (Tabela 17). O número de folhas (Kruskal-Wallis Test = 32,52 gl= 4, p= 0,000) e a altura (Kruskal-Wallis Test = 13,115 gl= 4, p= 0,011) de indivíduos imaturos dependeu do fragmento estudado, o mesmo não aconteceu com o DAS médio

(Kruskal-Wallis Test = 4,39 gl= 4, p= 0,356). Os maiores indivíduos estão localizados nos maiores fragmentos (1 e 2), os indivíduos com o menor número de folhas nos fragmentos 3 e 5.

Tabela 17. Mediana (mínimo e máximo) do número de folhas vivas, da altura e do DAS médio (mm) dos imaturos da espécie *Geonoma schottiana* amostradas na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	Número de indivíduos amostrados	Folhas vivas	Altura (cm)	DAS médio (mm)
1	315	7 (2 - 20)	35 (1 - 500)	48,87 (30,05 – 91,64)
2	2	11 (9 - 13)	81,25 (61,5 - 101)	45,13 (44,67 – 45,59)
3	24	5 (1 - 10)	17,75 (1 - 174)	43,57 (31,04 – 66,00)
4	23	7 (1 - 13)	16 (1 - 300)	55,22 (30,51 – 55,22)
5	4	5,5 (3 - 7)	27 (3 - 39)	41,74 (34,63 – 58,45)

Reprodutivo ou Adultos – foram amostrados 376 indivíduos desse estágio sendo que nenhum foi encontrado no fragmento 2. Estes possuem de 1 a 23 folhas vivas (Tabela 18), e o número variou dependendo do tamanho do fragmento (Kruskal-Wallis Test = 55,65 gl= 3, p= 0,000), sendo que os com maior número de folhas estão localizados no fragmento 4 (21ha) e os com menor número de folhas estão localizados no fragmento 3. A altura variou de 17 cm a 5 m e também dependeu do tamanho do fragmento (Kruskal-Wallis Test = 12,22 gl= 3, p= 0,007), onde os menores indivíduos foram aqueles localizados no maior fragmento. O DAS variou de 31,42 a 93,95 mm e também dependeu do fragmento (Kruskal-Wallis Test = 14, 59 gl= 3, p= 0,002) sendo que os indivíduos mais finos estão localizados em um fragmento pequeno (19ha) e os mais grossos também em um fragmento pequeno (21ha).

Tabela 18. Mediana (mínimo e máximo) da altura (m) e do DAS médio (mm) dos reprodutivos da espécie *Geonoma schottiana* amostradas na coleta de dados de 2005 nos cinco fragmentos de Mata Atlântica localizados no norte do Estado do Rio de Janeiro. Área amostrada por fragmento: 0,81 ha.

Fragmento	Número de indivíduos amostrados	Folhas vivas	Altura (cm)	DAS médio (mm)
1	310	12 (1 - 18)	118,75 (17 - 400)	59,36 (31,42 – 93,95)
2*	0	-	-	-
3	25	9 (4 - 20)	152 (20,5 - 500)	57,32 (42,72 – 71,19)
4	33	15 (11 - 23)	144 (21 - 400)	61,87 (51,67 – 81,65)
5	8	13,5 (11 - 16)	245 (46 - 350)	51,42 (44,37 – 62,39)

* Não foram encontrados indivíduos reprodutivos de *Geonoma schottiana*.

4. Discussão

Os estádios ontogenéticos definidos para *A. aculeatissimum* foram semelhantes aos estádios definidos para a espécie *A. mexicanum* (Piñero *et al.* 1984). Ambas as espécies possuem 5 estádios ontogenéticos, definidos por características tanto quantitativas como qualitativas assim como pela perda de características (folhas bifidas) e aparecimento de outras (folhas pinadas, estipe e estruturas reprodutivas).

Reis *et al.* (1996), Silva-Matos (1995) e Carvalho *et al.* (1999) apresentaram diferentes definições de estádios ontogenéticos/classes de tamanho para a espécie *E. edulis*. Reis *et al.* (1996), usaram a altura para a definição de 6 classes de tamanho, Silva-Matos (1995) definiu 4 classes de tamanho levando em consideração o número de folhas, DAS e altura e Carvalho *et al.* (1999) estudou apenas os estádios pré-reprodutivos e definiu 3 classes de tamanho de acordo com o número de folhas, formato das folhas, altura e DAS. Nesse último estudo foram definidos os seguintes estádios: plântulas: indivíduos com até 3 folhas leques, infantes: indivíduos já com a quarta folha, sendo estas com formato intermediário entre leque e pinada e jovens: indivíduos com folhas pinadas, altura mínima de 17 cm e DAS máximo de 52 mm. Aqui, foram definidos quatro estádios e um dos estádios foi dividido em duas classes de tamanho. Foi seguida a recomendação de Gatsuk *et al.* (1980) para a definição dos quatro estádios, onde o estágio de um indivíduo deve ser definido por características quantitativas e qualitativas e geralmente são caracterizadas pelo aparecimento de estruturas que estavam ausentes em estádios mais recentes de desenvolvimento e pela perda de outras que estavam presentes. Porém, para um dos estádios foi necessário a divisão em duas classes de tamanho, já que esse estágio abrange

indivíduos de tamanhos muito diferentes. Os quatro estádios e a divisão de um em duas classes de tamanho definidos aqui levaram em conta a presença de estruturas embrionárias; plântulas com folhas leques; o aparecimento de uma estrutura madura; infantes com as primeiras folhas pinadas; o aparecimento do estipe; jovens e imaturos (um estádio e duas classes de tamanho), sendo separados por uma característica quantitativa – DAS; e finalmente o aparecimento de estruturas reprodutivas, os reprodutivos.

Assim como para *A. aculeatissimum*, para *G. schottiana* também não existem trabalhos para comparação. *G. schottiana* apresenta a morfologia das folhas muito variável (observação pessoal; Ricardo Reis, comunicação pessoal). Não foi encontrado um padrão de desenvolvimento na forma da folha ao longo do desenvolvimento da ontogenia da espécie, portanto esta característica qualitativa não ajudou na definição dos estádios ontogenéticos desta espécie. Segundo um estudo realizado por Chazdon (1991) com 23 espécies do gênero *Geonoma* (*G. schottiana* não foi estudada), também foi encontrada grande variação na morfologia das folhas. As plântulas das espécies do gênero *Geonoma* sempre apresentam folhas bífidas, e durante a ontogenia muitas espécies apresentam uma gradual transição de folhas bífidas para folhas parcialmente ou totalmente divididas (Chazdon 1991). Outras espécies apresentam folhas bífidas por todo ciclo de vida. As principais características utilizadas para a definição de estádios ontogenéticos, assim como para *G. brevispatha* (Souza *et al.* 2003), foi ausência ou presença de estipe aparente e estruturas reprodutivas. Para essa espécie foram definidos três estádios ontogenéticos, sendo que dois deles foram divididos em 2 classes de tamanho, de acordo com o DAS.

Foi encontrado um aumento no número de folhas, do DAS e da altura (comprimento do estipe) com o desenvolvimento dos estádios ontogenéticos para as três espécies estudadas e confirmaram resultados já relatados na literatura para outras espécies de palmeiras (Chazdon 1991, Carvalho *et al.* 1999, Souza *et al.* 2000, 2003), exceto para os infantes e jovens da espécie *G. schottiana* que apresentaram o mesmo número de folhas. Nesse caso, como na transição de infantes para jovens ocorre o aparecimento do estipe, esse desenvolvimento pode levar a um deslocamento dos recursos de produção de folhas para o crescimento do estipe, e então não ocorrer o aumento de número de folhas como o esperado. Com essa estratégia de crescimento, os dois estádios não apresentam diferenças com relação ao número de folhas, mas sim com relação ao DAS. Souza *et al.* (2003) trabalhando com *Geonoma brevispatha* encontraram que indivíduos menores investem mais no crescimento vertical do

que na produção de folhas e que possivelmente essa estratégia está relacionada com a procura por maior luminosidade. O mesmo pode estar acontecendo com a espécie *G. schottiana*.

Touceiras com maior número de indivíduos de *Astrocaryum aculeatissimum* foram encontradas nos menores fragmentos. Esse fato pode estar ligado a um maior investimento na reprodução assexuada em áreas onde a espécie tenha dificuldade no estabelecimento de suas plântulas (reprodução sexuada) (ver Capítulo 2). Nas mesmas áreas de estudo, Pires (2006) encontrou maior remoção de frutos nos maiores fragmentos. Portanto, outra explicação possível para esse padrão é a menor remoção de sementes nos menores fragmentos que leva as sementes a germinarem na própria touceira aumentando assim o tamanho destas. Em um estudo realizado com a espécie *A. murumuru* no Peru comparando a remoção de sementes em touceiras com indivíduos solitários, ocorreu maior sobrevivência das sementes nas touceiras e maior número de sementes removidas nas proximidades de indivíduos solitários (Beck & Terborgh 2002). Essa pode ser uma explicação para a maior parte da população de *A. aculeatissimum* (56,57%) se apresentar como touceira.

A relação entre o tamanho dos fragmentos e as características dos estádios ontogenéticos das espécies estudadas não foi clara. As plântulas e infantes de *A. aculeatissimum* apresentaram redução no número de folhas com a redução do tamanho do fragmento, exceto no menor fragmento. O aumento da área foliar exposta a luminosidade em fragmentos maiores pode representar um aumento na taxa fotossintética em ambientes com menor intensidade luminosa no sub-bosque (Hogan 1988, Wright & Westoby 2001), principalmente nestes dois estádios que permanecem muito próximos ao solo da floresta. O número de folhas dos jovens variou, mas sem relação com o tamanho do fragmento. Os indivíduos imaturos mais altos e mais finos foram encontrados nos fragmentos 1 e 4. Os indivíduos reprodutivos mais baixos foram encontrados no fragmento 1 e os mais finos no fragmento 4. Essas diferenças encontradas não estão diretamente relacionadas com o tamanho do fragmento. Não foi encontrada diferença no número de folhas dos indivíduos de *E. edulis* entre os fragmentos, exceto para os imaturos, os localizados no maior fragmento apresentaram o menor número de folhas. Plântulas apresentaram menor DAS nos menores fragmentos. Os infantes mais grossos foram aqueles localizados no menor fragmento. Os jovens mais altos foram aqueles localizados nos menores fragmentos. Os imaturos mais baixos foram aqueles encontrados no maior fragmento e os mais grossos no fragmento 4. A altura dos reprodutivos foi semelhante em todos os fragmentos, já os indivíduos mais finos foram aqueles localizados no fragmento 3. Os indivíduos de *G. schottiana* também variaram bastante com

relação às características quantitativas entre os fragmentos. Indivíduos de plântulas apresentaram o maior número de folhas nos maiores fragmentos (1 e 3). Os infantes com maior número de folhas e mais grossos foram os localizados no maior fragmento. Os jovens mais baixos foram aqueles localizados no fragmento 4. Os imaturos mais altos e com o maior número de folhas foram aqueles encontrados nos maiores fragmentos (1 e 2). Os reprodutivos com maior número de folhas foram aqueles localizados no fragmento 4 e os com menor número de folhas no fragmento 3. Os indivíduos deste estágio mais baixo foram aqueles localizados no maior fragmento, os mais finos no menor fragmento e os mais grossos no fragmento 4.

Como florestas tropicais são consideradas um mosaico dinâmico de manchas de diferentes idades produzidas por distúrbios e influenciadas por diferentes condições bióticas e abióticas (Martínez-Ramos *et al.* 1989, Tabanez & Viana 2000), e as espécies de palmeiras são extremamente influenciadas por essa heterogeneidade ambiental (Clark *et al.* 1995), os dados encontrados para as diferenças entre os estádios ontogenéticos nos fragmentos das três espécies podem representar características individuais de cada fragmento, independente do tamanho deste. Ou seja, as diferenças nas características de cada estágio entre os fragmentos, podem representar respostas particulares dos indivíduos às características de cada fragmento.

5. Referências bibliográficas

- Alves, L.F., Martins, F.R. & Santos, F.A.M. 2004. Allometry of a neotropical palm, *Euterpe edulis* Mart. Acta Botânica Brasílica 18: 369-374.
- Beck, H. & Terborgh, J. 2002. Groves versus isolates: how spatial aggregation of *Astrocaryum murumuru* palms affects seed removal. Journal of Tropical Ecology 18: 275-288.
- Carvalho, R.M., Martins, F. R. & Santos, F.A.M. 1999. Leaf ecology of pre-reproductive ontogenetic stages of the palm tree *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae). Annals of Botany 83: 225-233.
- Chazdon, R.L. 1991. Plant size and form in the understory palm genus *Geonoma*: are species variations on a theme? Am.J.Bot. 78: 680-694.

- Chazdon, R.L. 1996. Spatial heterogeneity in tropical forest structure: canopy palms as landscape mosaics. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 8-9.
- Clark, D.C., Clark, D.B., Sandoval, R. & Castro, M.V. 1995. Edaphic and human effects on landscape-scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76: 2581-2594.
- Freckleton, R.P., Silva-Matos, D.M., Bovi, M.L.A. & Watkinson, A.R. 2003. Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *Journal of Applied Ecology* 40: 846-858.
- Gaiotto, F.A., Grattapaglia, D. & Vencovsky, R. 2003. Genetic structure, mating system, and long-distance gene flow in heart of palm (*Euterpe edulis* Mart.). *Journal of Heredity* 94: 399-406.
- Galetti, M. & Aleixo, A. 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *Journal of Applied Ecology* 35: 286-293.
- Gatsuk, L.E., Smirnova, O.V., Vorontzova, L.V., L.I., Zaugolnova, L.B. & Zhukova, L.A. 1980. Age states of plants of various growth forms: a review. *Journal of Ecology* 68: 675-696.
- Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R., 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hogan, K.P. 1988. Photosynthesis in two neotropical palm species. *Functional Ecology* 2: 371-377.
- Lorenzi, H., Souza, H.M., Medeiros-Costa, J.T., Cerqueira, L.S.C. & Ferreira, E. 2004. *Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas*. Nova Odessa, SP : Editora Plantarum.
- Martínez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E., Sarukhán, J. 1989. Tree demography and gap dynamics in a tropical rain forest. *Ecology* 70: 555-558.
- Piñero, D., Martinez-Ramos, M., Sarukhán, J. 1984. A population model of *Atrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-991.

- Pires, A.S. 2006. Perda da diversidade de palmeiras em fragmentos de Mata Atlântica: padrões e processos. Tese de Doutorado apresentada à Universidade Estadual Paulista (Rio Claro), Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.
- Reis, A., Kageyama, P., Reis, M. S., Fantini, A. C. 1996. Demografia de *Euterpe edulis* (Arecaceae) em uma Floresta Ombrófila Densa Montana em Blumenau (SC). *Sellowia*: 47:3-33.
- Scariot, A. 1996. The effects of rain forest fragmentation on the palm community in Central Amazonia. Tese de Doutorado, Universidade da Califórnia.
- Silva-Matos, D.M. 1995. Population Ecology of *Euterpe edulis* Mart. (Palmae). Tese de Doutorado defendida na University of East Anglia, Norwich, England, UK.
- SOS Mata Atlântica. 2008. Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica - Período de 2000-2005. São Paulo.
- 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. *Canadian Journal of Botany* 78: 1227-1237.
- Souza, A.F., Martins, F.R., Bernacci, L.C. 2003. Clonal growth and reproductive strategies of the understory tropical palm *Geonoma brevispatha*: an ontogenetic approach. *Canadian Journal of Botany* 81: 101-112.
- SYSTAT 2004. Standard Version, Version 11. SPSS Inc., Chicago, Illinois.
- Tabanez, A.A.J. & Viana, V.M. 2000. Patch structure within Brazilian Atlantic forest fragments and implications for conservation. *Biotropica* 32: 925-933.
- Wright, I.J. & Westoby, M. 2001. Understanding seedling growth relationships through specific leaf area and leaf nitrogen concentration: generalisations across growth forms and growth irradiance. *Oecologia* 127: 21-29.
- Zar, J.H., 1999. Biostatistical Analysis. 4th Edition. Prentice-Hall, New Jersey.

Anexo 1. Número de indivíduos (rametas), estágio ontogenético e características de 10 touceiras de *A. aculeatissimum* cavadas no fragmento Santa Helena (1-7) e na ReBio Poço das Antas (8-10). Os rametas com estipe aparente da touceira 8 parecem ligados a 50 cm com uma grande quantidade de raízes.

Touceira 1			Touceira 2		
1	reprodutivo		1	imaturo	
2	Infante	ligado ao 6 a 50 cm de profundidade	2	infante	ligado ao 1 a 45 cm de profundidade
3	Infante	ligado ao 6 a 40 cm de profundidade	3	infante	ligado ao 1 a 45 cm de profundidade
4	Infante	ligado ao 10 a 40 cm de profundidade	4	morto	
5	Plântula	ligado ao 6 a 35 cm de profundidade	Touceira 4		
6	reprodutivo	ligado ao 10 a 60 cm de profundidade	1	reprodutivo	ligado ao 7 a 55 cm de profundidade
7	Plântula	FRUTO - raiz a 20 cm	2	infante	ligado ao 1 a 40 cm de profundidade
8	Plântula	ligado ao 10 a 50 cm de profundidade	3	infante	ligado ao 1 a 40 cm de profundidade
9	Infante	ligado ao 10 a 50 cm de profundidade	4	imaturo	ligado ao 10 a 60 cm de profundidade
10	reprodutivo	saindo broto a 40 cm (novo)	5	infante	ligado ao 4 a 35 cm de profundidade
11	reprodutivo	ligado ao 6 a 42 cm de profundidade	6	jovem	ligado ao 7 a 40 cm de profundidade
12	Infante	ligado ao 6 a 35 cm de profundidade	7	imaturo	ligado ao 1 a 55 cm de profundidade
13	Infante	ligado ao 11 a 60 cm de profundidade	8	infante	ligado ao 7 a 35 cm de profundidade
14	Morto		9	infante	ligado ao 1 a 45 cm de profundidade
Touceira 3			10	infante	ligado ao 1 a 45 cm de profundidade
1	reprodutivo		Touceira 5		
2	jovem	ligado ao 1 a 45 cm de profundidade	1	infante	raiz a 35 cm de profundidade - não
3	jovem	ligado ao 1 a 70 cm de profundidade	2	infante	raiz a 35 cm de profundidade - não
4	jovem	ligado ao 1 a 40 cm de profundidade	Touceira 7		
Touceira 6			1	reprodutivo	raiz até 60 cm de profundidade
1	jovem	raiz a 40 cm de profundidade - não	2	infante	ligado ao 1 a 40 cm de profundidade
2	infante	ligado ao 3 a 30 cm de profundidade	3	jovem	ligado ao 1 a 40 cm de profundidade
3	jovem	ligado ao 2 e 4	4	infante	ligado ao 1 a 45 cm de profundidade
4	infante	ligado ao 3 a 23 cm de profundidade			
Touceira 8			Touceira 9		
1	reprodutivo		1	infante	separados - raiz a 25 cm de profundidade
2	jovem	ligado ao 1 a 40 cm de profundidade	2	infante	separados - raiz a 25 cm de profundidade
3	infante	ligado ao 4 a 35 cm de profundidade	3	plântula	separados - raiz a 15 cm de profundidade
4	imaturo	morrendo			
5	jovem	ligado ao 8 a 45 cm de profundidade			
6	infante	ligado ao 7 a 50 cm de profundidade			
7	reprodutivo				
8	reprodutivo	raiz até 70 cm de profundidade			
9	jovem	ligado ao 8 a 45 cm de profundidade			
Touceira 10					
1	reprodutivo		19	infante	ligado a uma raiz a 40 cm de
2	infante	ligado ao 1 a 38 cm de profundidade	20	infante	ligado a uma raiz a 40 cm de
3	infante	ligado ao 1 a 30 cm de profundidade	21	infante	ligado a uma raiz a 40 cm de
4	plântula	ligado a uma raiz a 30 cm de	22	infante	ligado a um morto a 60 cm de

5	plântula	ligado a uma raiz a 30 cm de	23	infante	ligado a um morto a 60 cm de
6	plântula	ligado a uma raiz a 30 cm de	24	infante	ligado a um morto a 60 cm de
7	plântula	ligado a uma raiz a 30 cm de	25	infante	ligado a um morto a 55 cm de
8	plântula	ligado a uma raiz a 30 cm de	26	infante	ligado a uma raiz a 35 cm de
9	jovem	ligado ao 10 a 45 cm de profundidade	27	infante	ligado a uma raiz a 37 cm de
10	reprodutivo		28	plântula	ligado a uma raiz a 30 cm de
11	infante	ligado ao 10 a 45 cm de profundidade	29	infante	ligado a uma raiz a 31 cm de
12	infante	ligado ao 10 a 45 cm de profundidade	30	plântula	ligado a uma raiz a 30 cm de
13	infante	ligado ao 10 a 45 cm de profundidade	31	plântula	ligado a uma raiz a 30 cm de
14	infante	ligado ao 10 a 45 cm de profundidade	32	infante	ligado a uma raiz a 30 cm de
15	jovem	ligado ao 50 a 45 cm de profundidade	33	infante	ligado ao 34 a 50 cm de profundidade
16	jovem	ligado a uma raiz a 50 cm de	34	reprodutivo	
17	infante	ligado a uma raiz a 40 cm de	35	infante	ligado ao 10 a 30 cm de profundidade
18	infante	ligado a uma raiz a 40 cm de			

CAPÍTULO 2

Density and population structure of three palm species in forest fragments of the Brazilian Atlantic Rain Forest

Resumo – Uma das principais ameaças a populações naturais em ecossistemas terrestres é a fragmentação de habitat. É frequentemente citado que plantas em fragmentos florestais terão o seu tamanho populacional reduzido e exibirão estrutura da população alterada. Aqui, comparamos as densidades e as estruturas das populações de três espécies de palmeiras tropicais em fragmentos de diferentes tamanhos. As espécies estudadas foram: *Astrocaryum aculeatissimum* (Schott) Burret, *Euterpe edulis* Mart. e *Geonoma schottiana* Mart.. Os indivíduos foram amostrados em nove parcelas de 30 x 30 m em cinco fragmentos, com tamanho de 19 a 3.500 ha. Todos os indivíduos das três espécies foram marcados em 2005 e a sobrevivência destes foi monitorada em 2006 e 2007. Todas as novas plantas foram marcadas em 2006 e 2007. Cada indivíduo foi classificado em uma das cinco classes pré-estabelecidas. A densidade de cada espécie em cada fragmento foi estimada pelo total de indivíduos nas nove parcelas. A comparação das estruturas demográficas de cada espécie foi analisada pela soma das diferenças entre a proporção do número de indivíduos em cada classe em cada ano a cada dois fragmentos. As densidades de *A. aculeatissimum*, *E. edulis* e *G. schottiana* não foram influenciadas pelo tamanho do fragmento, mas apresentaram grande variação entre as áreas. A estrutura da população de *A. aculeatissimum* foi alterada nos menores fragmentos, principalmente as plântulas e os reprodutivos. A estrutura populacional de *E. edulis* nos menores fragmentos foi fortemente impactada pela exploração do palmito; a maior parte da população estava representada por imaturos. A estrutura populacional de *G. schottiana* não foi afetada pelo tamanho do fragmento ou pela exploração de suas folhas. Portanto, as respostas da densidade e da estrutura populacional à fragmentação de habitat e à exploração parecem ser espécie-dependente.

Abstract - One of the main threats to natural populations in terrestrial ecosystems is habitat fragmentation. It is frequently hypothesized that plant populations in forest fragments will be reduced in size and exhibit altered population structure in response to habitat fragmentation. Here, we compared the density of the populations and the stage structure of three tropical palm species, *Astrocaryum aculeatissimum* (Schott) Burret, *Euterpe edulis* Mart. and *Geonoma schottiana* Mart., in fragments of different size. Palms were censused in nine 30 x 30 m plots in five forest fragments, ranging from 19 to 3.500 ha in size. We tracked the survival of palms from year 2005 through the year 2007, and recorded all new individuals encountered. Each individual was assigned to one of the five pre-established class stages. The density of each focal species in each fragment was estimated by the total number of individuals in the nine plots. The comparison of the demographic structure of each palm was analyzed with the sums of the differences between the proportion of the numbers of individuals in each class stage in each year between two fragments. *A. aculeatissimum*, *E. edulis* and *G. schottiana* densities were not influenced by the size of the fragment, but showed a high variation between areas. *A. aculeatissimum* population structure was altered in the smaller fragments, especially by the proportion of seedlings and reproductive individuals. *E. edulis* population structure in the smaller fragments seemed to be highly impacted by palm heart harvest where a large proportion of the populations were represented by immature individuals. On the other hand, fragment structure and leaf harvest did not

have a strong effect on the population structure of *G. schottiana*. This study demonstrates that the response of palm density and population structure to forest fragmentation is species specific.

1. Introduction

One of the main threats to natural populations in terrestrial ecosystems is habitat fragmentation (Tabarelli & Gascon 2005, Ewers & Didham 2006). In the tropics, high deforestation rates have converted formerly continuous rain forest to anthropogenic landscapes, where forest habitats are reduced to scattered forest fragments of varying sizes and quality (Ranta *et al.* 1998, Fischer & Lindenmayer 2007). These forest fragments undergo a number of small-scale effects such as microclimatic changes (Kapos 1989, Siqueira *et al.* 2004), decreased recruitment (Williams-Linera 1990, Viana *et al.* 1997, Laurance *et al.* 1998a), decreased population size (Turner & Corlett 1996, Young *et al.* 1996) and increased mortality (Laurance *et al.* 1998b) of trees. Following forest fragmentation, the remaining forest usually suffers degradation by timber harvest, extraction of non-timber products, like leaves, fruits and palm heart, and weed invasion (Tabarelli *et al.* 2004, Ewers & Didham 2006). These alterations frequently result in loss of habitat quality and species. Such is the case of Atlantic Rain Forest of Southeastern Brazil, where most of the forest has been converted to other land uses thereby endangering endemic flora and fauna (Giulietti *et al.* 2005).

It is frequently hypothesized that plant populations in forest fragments will be reduced in size, exhibit altered population structure, and show increased probability of extinction from demographic, environmental, and genetic stochasticity (Jules 1998). One current view in conservation biology is that the conservation of any particular species in nature will only be successful through the maintenance of its constituent populations (Primack 1995). The extinction of a species may occur through the successive extirpations of its population, turned locally unsustainable after direct and indirect changes in habitat quality (Fahrig 2002, Souza & Martins 2004).

Despite the recognized conservation value of forest remnants (Fischer & Lindenmayer 2007, Santos *et al.* 2007), and the well-established threats fragmentation poses to natural populations, surprisingly few studies have devoted attention to the population ecology of individual long-lived plant species in tropical forest fragments (see Silva Matos *et al.* 1999, Souza & Martins 2002, Bruna & Kress 2002, Bruna 2003, Bruna & Oli 2005, Souza 2007). Among other reasons, such studies are needed because long-lived, iteroparous plants may build up remnant populations under conditions where the

completion of the whole life cycle is not possible (Eriksson 1996). Such populations may respond favorably to habitat improvement under management policies, but are condemned if unfavorably conditions, represented by forest degradation, prolong for more than the lifetime of its individuals (Souza & Martins 2004). Also, obtaining information on the consequences of fragmentation for populations persisting in fragmented tropical landscapes is necessary to derive effective conservation strategies for these species-rich regions (Bierregaard *et al.* 1997).

Because vital demographic rates in plants are usually stage-dependent (Harper 1977), the structure of a population could also be indicative of its demographic future (Bruna & Kress 2002). In a conservation setting, where long-term demographic monitoring may not be feasible, a population's stage structure can be the basis for immediate management decisions (Bruna & Kress 2002). In fact, Schemske *et al.* (1994) suggest that a good starting point for recovery of threatened plant species is an assessment of the current demographic structure of the populations of interest.

In this paper we compared the density of the populations and the stage structure of three tropical palm species: *Astrocaryum aculeatissimum*, *Euterpe edulis* and *Geonoma schottiana*. These three species are endemic, except *G. schottiana*, and abundant palms of the Brazilian Atlantic Forest. Specifically, we tested the following two predictions: (1) densities of *A. aculeatissimum*, *E. edulis* and *G. schottiana* are reduced in the smaller fragments relative to the larger fragments, suggesting reductions in population sizes due to either episodic catastrophes or ongoing demographic decline, (2) the demographic structure of populations is altered in the smaller forest fragments, specially a negative impact in the seedlings.

2. Methods

2.1 Study Site

The study was carried out in two reserves: the National Biological Reserve of Poço das Antas (fragment 1) and National Biological Reserve of União (fragment 2) and in three private fragments: Santa Helena (fragment 3), Estreito (fragment 4) and Afetiva-Jorge (fragment 5). They are located in the municipality of Silva Jardim, Casimiro de Abreu and Rio das Ostras, state of Rio de Janeiro,

southeastern Brazil. The National Biological Reserve of Poço das Antas covers approximately 3,500 ha, the National Biological Reserve of União covers approximately 2,400 ha, and the private fragment Santa Helena covers approximately 57 ha, the Estreito approximately 21 ha, and the Afetiva-Jorge 19 ha of lowland Atlantic Rain forest ('floresta pluvial baixo montana', according to Rizzini 1979). Details on the vegetation structure of the fragments can be found in Carvalho (2005). The two reserves and the three fragments are surrounded by pasture, agricultural fields and secondary forest. The climate is classified as Walter and Lieth's Equatorial type (Walter 1971), with mean annual rainfall of ca. 2,100 mm (1987 – 1997 data, Souza & Martins 2004). There is no distinct dry season though, despite large variations between years, a drier period occurs normally from May to August.

2.2 Study Species

The three studied species was chosen because they are the most abundant native palms in the studied areas and are present in all five fragments. *Astrocaryum aculeatissimum* (Schott) Burret is a monoecious, shade-tolerant, slow-growing, solitary or multi-stemmed palm with abundant black spines in the stem. It is typically 4 - 8 m in height and 11 - 15 cm in diameter (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). This species is endemic to the southeastern Atlantic Forest, occurring from Bahia to Santa Catarina (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). It grows in the understory of lowland forest, it is also rarely found in flooded sites and occasionally in the matrix surrounding the forest fragments. *Euterpe edulis* Mart. (palmito Juçara) is a monoecious, solitary, shade-tolerant and slow-growing palm. It is a subcanopy palm, can reach 20 m in height and 10 - 15 cm in diameter. It occurs in forests primarily along the Atlantic coast of Brazil, reaching inland at least to Brasília and just reaching Argentina and Paraguay (Henderson *et al.* 1995). It occupied the crests or slopes of hills and flooded sites up to 1,000 m elevation (Henderson *et al.* 1995, Silva-Matos & Watkinson 1998). This species is harvested for its palm heart and it is one of the most abundant and valuable non-timber forest products in the Atlantic forest (Fantini & Guris 2007). Intensive harvesting has led to the decline of the palm over much of the region, many of the surviving populations are small and fragmented (Silva-Matos *et al.* 1999, Galetti & Aleixo 1998). The heart of the palm, or palmito, corresponds to the apical meristem of the plant, together with the developing new leaves, and is harvested by cutting stems (Silva-Matos *et al.* 1999). *E. edulis* has a single apical meristem, and removal of the heart of palm results in the death of the plant. The palm must be 8 years old before it is large enough to be harvested (Gaiotto *et al.* 2003). In order for a population to persist there must be a minimum of 50-60 reproductive individual/ha

(Freckleton *et al.* 2003). *Geonoma schottiana* Mart. (Ouricana) is a monoecious, solitary or rarely multi-stemmed species, shade-tolerant and slow-growing palm. It is typically 1 - 4 m in height, 2,5 - 4 cm of diameter, occupies the forest understory of lowland forest (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). This species occurs in Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, Minas Gerais and Goiás, in Atlantic Rain Forest and in Cerrado (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). In the studied region, leaves of *G. schottiana* currently are harvested for floral arrangements. There are two methods for harvesting the leaves: cutting the stem of the plant and causing mortality, or removing only the leaves.

Based on morphological and morphometrical analysis, we distinguished five classes for each palm species (details on Chapter 1). These categories were established as follows for *Astrocaryum aculeatissimum*: (1) Seedling; individuals with bifid leaves. (2) Infant, individuals with bifid leaves and incompletely segmented ones or only incompletely segmented ones. (3) Juvenile; individuals with the first completely segmented leaf blades, but bifid leaves and incompletely segmented ones can be also present. (4) Immature, individuals with completely segmented leaf blades and apparent stem but no signals of reproductive event. (5) Reproductive; individuals recognized by the production of flowers and fruits. *Euterpe edulis*: (1) Seedling; individuals with palmate leaves. (2) Infant, individuals with completely segmented leaves, but palmate ones can still be present. (3) Juvenile; individuals with only completely segmented leaf blades and maximum diameter of 52 mm but stemless. (4) Immature, individuals with completely segmented leaf blades, apparent stem with diameter bigger than 52 mm but no signals of reproductive event. (5) Reproductive; individuals recognized by the production of flowers and fruits. *Geonoma schottiana*: (1) Seedling; individuals with bifid leaves. (2) Infant, individuals with bifid leaves or incompletely segmented ones or completely segmented ones, with diameter but stemless. (3) Juvenile; individuals with bifid leaves or incompletely segmented ones or completely segmented ones, with apparent stem and diameter up to 30 mm. (4) Immature, individuals with bifid leaves or incompletely segmented ones or completely segmented ones, with apparent stem and diameter bigger than 30 mm but no signals of reproductive event. (5) Reproductive; individuals recognized by the production of flowers and fruits.

2.3 Demographic Plots and Censuses

Palms were censused in nine 30 x 30 m plots in each fragment, distributed systematically in 3 blocks. Each block had 3 plots that were distanced for 50 m and each block was distanced for 100m. A total of 0,81 ha was censused in each fragment. One block was established in the middle of each fragment and the other two blocks were established on opposite sides of the first block. In the two National Biological Reserves we used a previously-established trail close to the center of the fragment; all other methods were the same. All individuals of the three palms species were tagged with a numbered aluminum label between June and September of 2005. The survivals of the plants were subsequently monitored between June-September of 2006 and 2007. All new plants were also tagged. Each individual was assigned to one of the five above-mentioned classes. During June-September of 2007 the number of *E. edulis* and *G. schottiana* individuals which were explored was counted inside the plots to estimate the intensity of harvesting in each fragment.

2.4 Data Analysis: Plant Density

The density of each focal species in each fragment was estimated by the total number of individuals in the nine plots, a total of 0,81ha for each year.

2.5 Data Analysis: Population Structure

The comparison of the demographic structure of each palm was analyzed by the sum of the differences between the proportions of the numbers of individuals in each class in each year between two fragments divided by two (Equation 1). The sum was done using the absolute numbers. We made all the comparisons possible between fragments, a total of 10 comparisons were done for each palm species in each year.

$$\text{Key fit } \Delta = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n |(\text{pop}_i^1 - \text{pop}_i^2)| / 2, \text{ where } n=5 \text{ class stages} \quad (\text{Equation 1})$$

pop_i^1 = proportion of the number of individuals in a class i in a year in fragment 1 (population 1)

pop_i^2 = proportion of the number of individuals in a class i in a year in fragment 2 (population 2)

3. Results

3.1 Plant Density

A. aculeatissimum, *E. edulis* and *G. schottiana* density varied through the years of the study (Table 1, Figure 1). The observed *A. aculeatissimum* density ranged from 50.6 (fragment 4, 2006) to 1786.4 (fragment 2, 2006) individuals per hectare, differing 35 times between the lowest and the highest density that we found. *E. edulis* density ranged from 17.3 (fragment 2, 2005) to 1060.5 (fragment 1, 2005) individuals per hectare, differing 61 times between the lowest and the highest density that we found. *G. schottiana* density ranged from 7.4 (fragment 2, 2005 and 2006) to 4114.8 (fragment 1, 2007) individuals per hectare, differing 556 times between the lowest and the highest density that we found. The density of *A. aculeatissimum*, *E. edulis* and *G. schottiana* did not show any relation with fragment size (Figure 1). The fragment with the highest density of *A. aculeatissimum* was one of the larger fragment (fragment 2) and the fragment with the lowest density was fragment 4 (one of the smaller fragment) during the three years. The fragment with the highest density of *E. edulis* and *G. schottiana* was the largest fragment (fragment 1), and the fragment with the lowest density was fragment 2 (the second bigger fragment) during the three years.

Table 1: Density (number of individuals/hectare) of *A. aculeatissimum*, *E. edulis* and *G. schottiana* in the five fragments and in the three years (2005, 2006 and 2007).

Fragment/year	<i>A. aculeatissimum</i>			<i>E. edulis</i>			<i>G. schottiana</i>		
	2005	2006	2007	2005	2006	2007	2005	2006	2007
1 (3.500ha)	381.5	409.9	416.0	1060.5	955.6	906.2	2255.6	3055.6	4114.8
2 (2.400ha)	1546.9	1718.5	1786.4	17.3	24.7	24.7	7.4	7.4	9.9
3 (57ha)	686.4	756.8	779.0	192.6	171.6	166.7	259.3	175.3	166.7
4 (21ha)	51.9	50.6	55.6	33.3	119.8	335.8	459.3	549.4	753.1
5 (19ha)	738.3	767.9	824.7	111.1	103.7	122.2	67.9	74.1	109.9

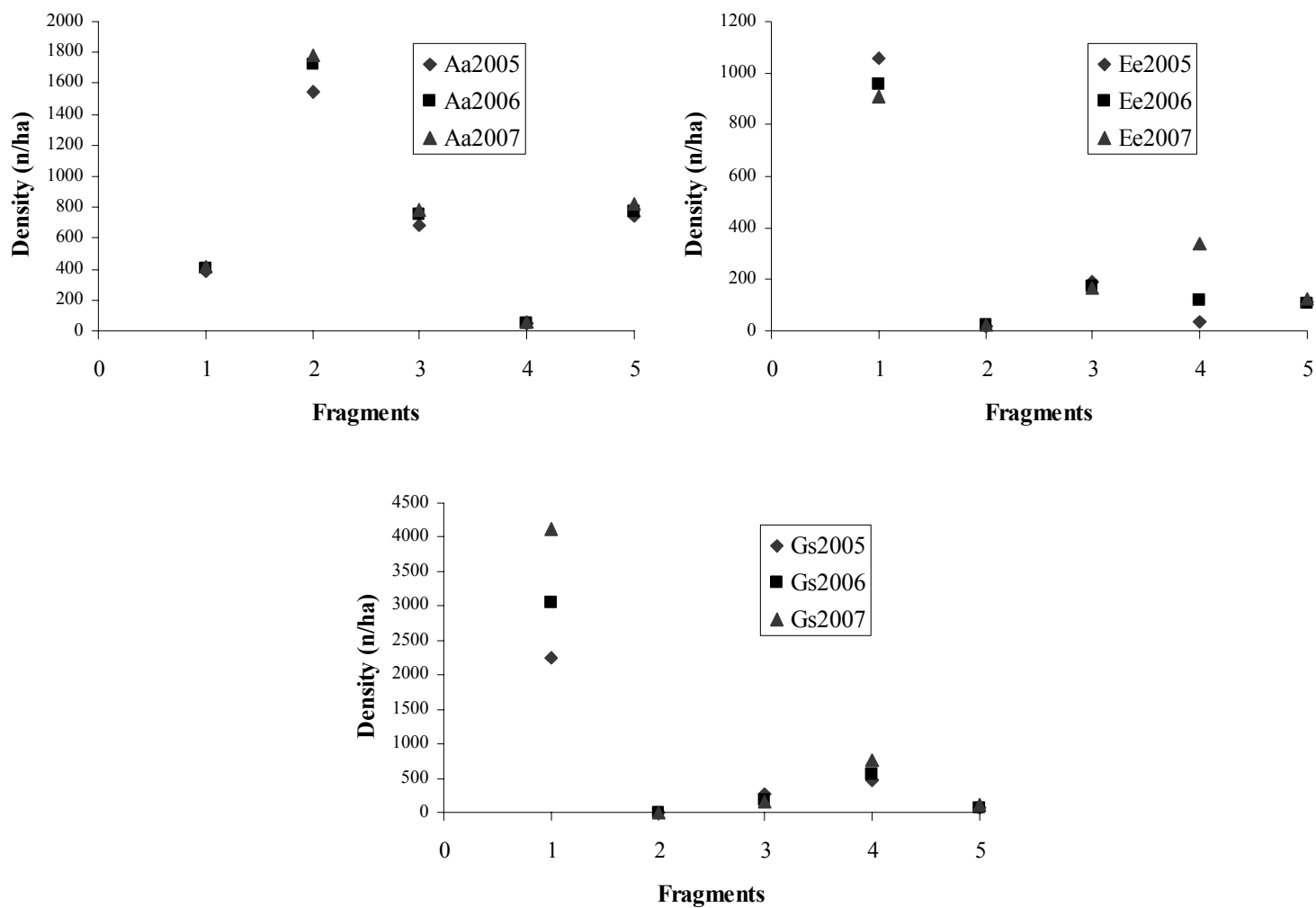


Figure 1: Scatter plot of *Astrocaryum aculeatissimum* (Aa), *Euterpe edulis* (Ee) and *Geonoma schottiana* (Gs) density (number of individuals/hectare) in each year and in each fragment (Fragment 1= 3.500 ha, fragment 2= 2.400 ha, fragment 3= 57 ha, fragment 4= 21 ha and fragment 5= 19 ha).

3.2 Population Structure

- *Astrocaryum aculeatissimum*

The stage structure of the populations was very similar between the studied years (Figure 1). It seems that these populations were stable on time. All the five fragments were not very different from each other; all the comparisons between two areas showed less than 40% of difference (Figure 2). The two bigger fragments had more similar structures because they had more seedlings and less reproductive individuals. On the other hand, the smaller fragments (3 and 5) had more similar structures because they had less seedlings and more reproductive individuals. The structure of fragment 4 diverged the most from the other populations because the majority of the population was in the infant stage, and there were very few juveniles.

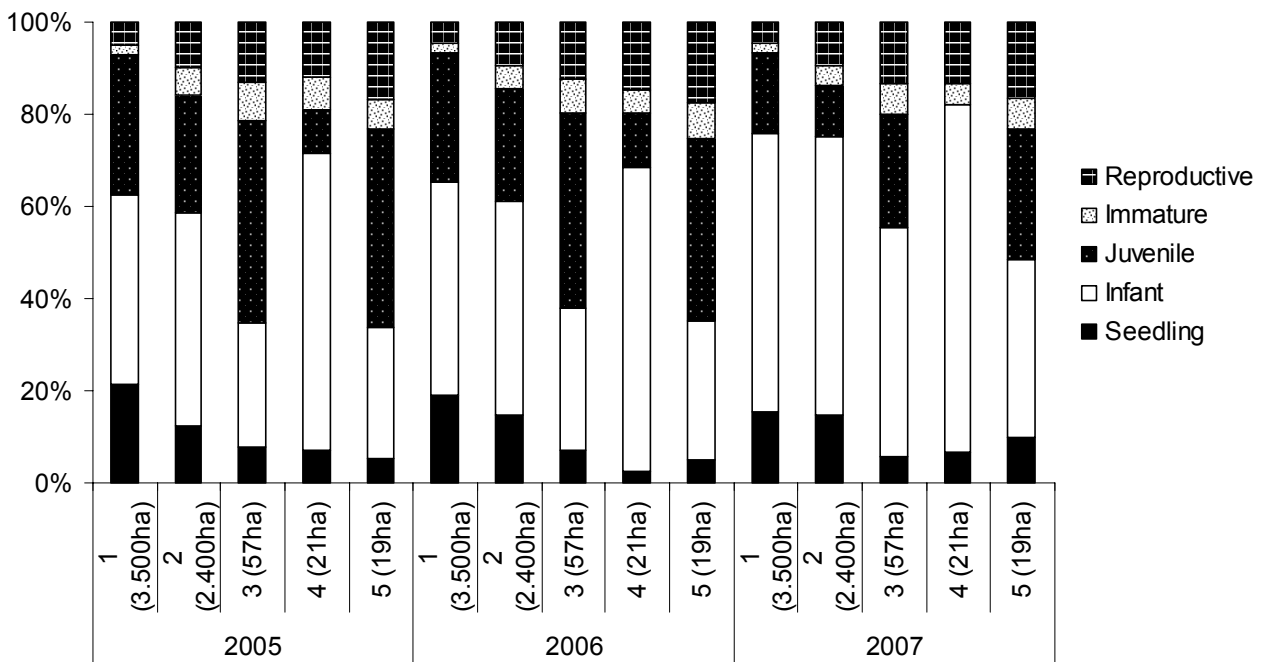


Figure 1: Population structure of *Astrocaryum aculeatissimum*, presented in terms of proportion, in each fragment and in each year.

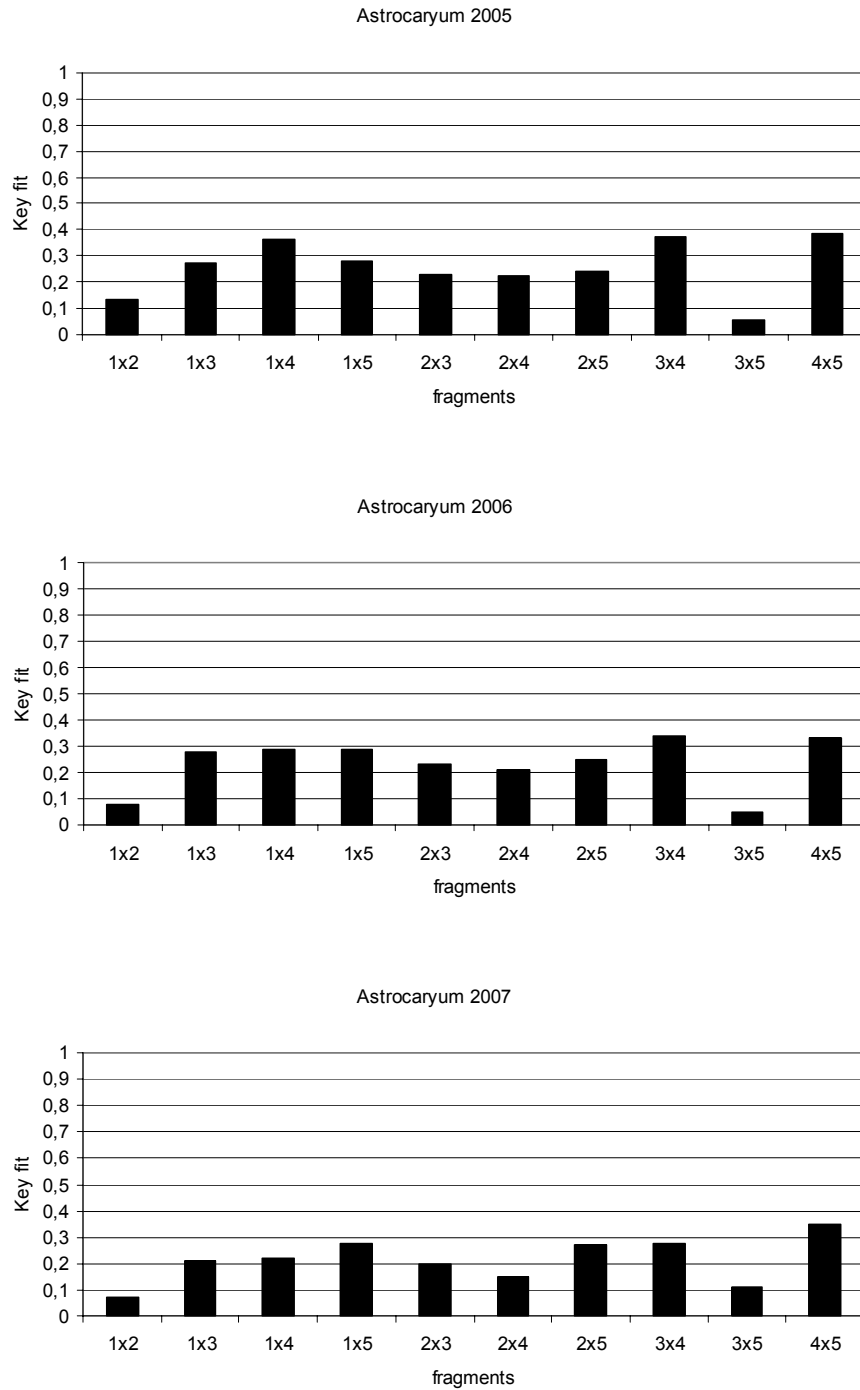


Figure 2: Comparison between population structure of *Astrocaryum aculeatissimum* of five fragments of the Atlantic Forest in 2005, 2006 and 2007 collection. A value of 1 represents that the two populations compared are completely different, and a value of 0 that the two populations are

completely similar. Fragment 1= 3.500 ha, fragment 2= 2.400 ha, fragment 3= 57 ha, fragment 4= 21 ha and fragment 5= 19 ha.

- *Euterpe edulis*

The stage structure of the populations did not vary along the years, except for the fragment 4 (Figure 3). In fragment 4, an infructescence of an individual that had its palm heart harvested fell in one of the studied plots in 2006 and almost all the seeds germinated and survived. In the first year, population in fragment 2 was very different from population in fragment 3, 4 and 5, specially form 5 (>50%) (Figure 4). The reason for this is because fragment 2 had many more seedling than the other fragments, and no reproductive individuals. On the other hand, fragments 3, 4 and 5 had the great proportion of its population represented by immature individuals. In 2006 and 2007, the fragment 4 diverges from the others because of the increase in seedling abundance.

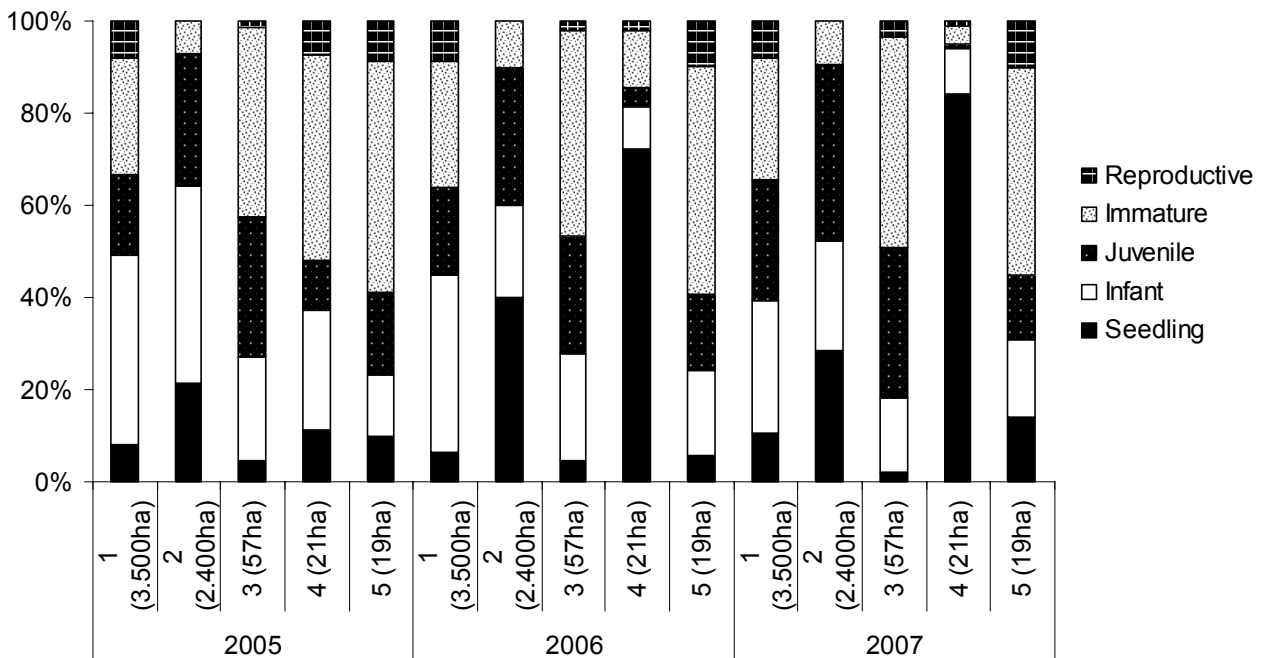


Figure 3: Population structure of *Euterpe edulis* presented in terms of proportion, in each fragment and in each year.

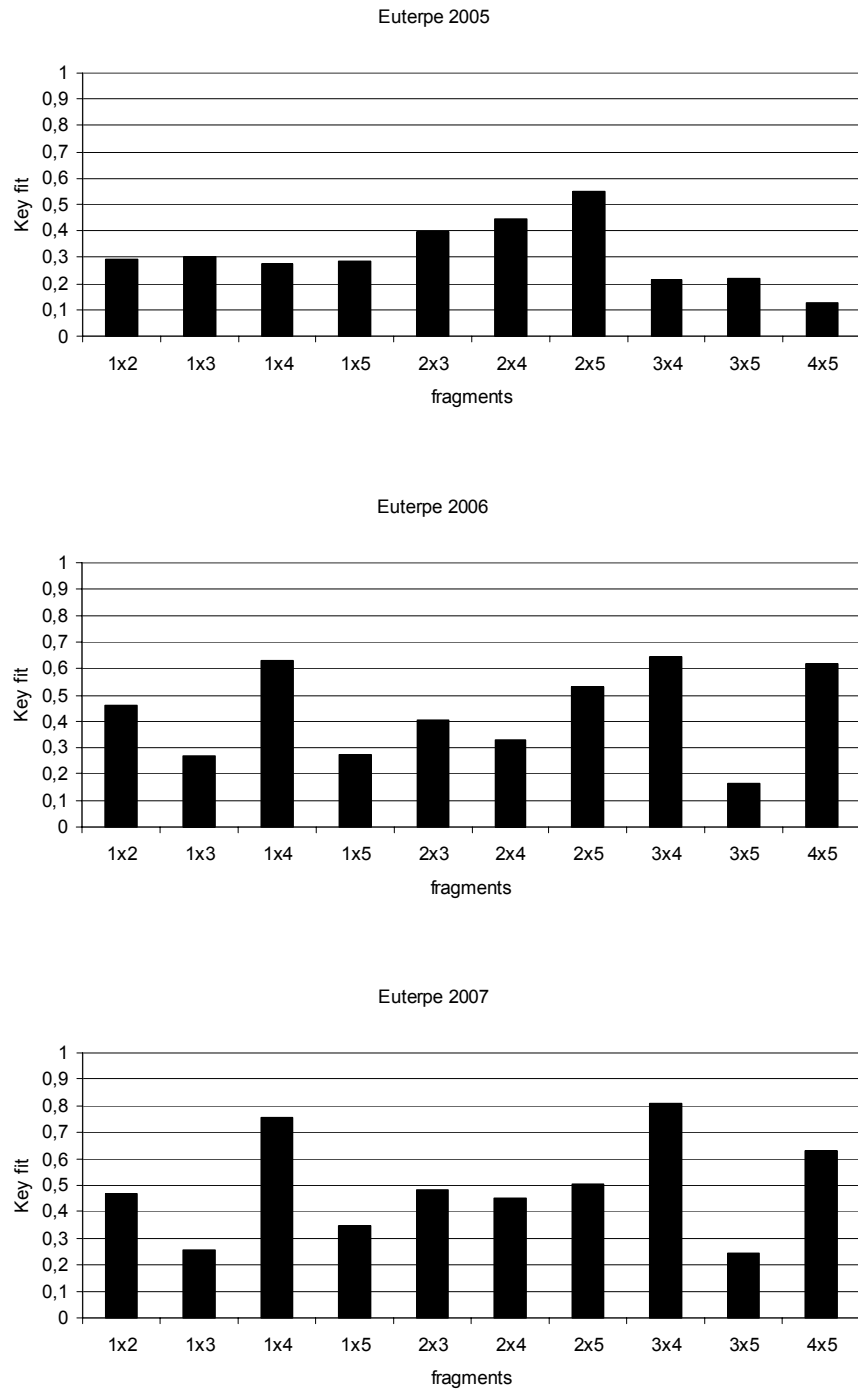


Figure 4: Comparison between population structure of *Euterpe edulis* of five fragments of the Atlantic Forest in 2005, 2006 and 2007 collection. A value of 1 represents that the two populations compared are completely different, and a value of 0 that the two populations are completely similar. Fragment 1= 3.500 ha, fragment 2= 2.400 ha, fragment 3= 57 ha, fragment 4= 21 ha and fragment 5= 19 ha.

- *Geonoma schottiana*

The stage structure of the populations was very similar between the studied years (Figure 5). It seems that these populations were stable over time. Fragment 2 differed from the other fragments (Figure 6) because the majority of its population is juvenile and immature individuals and there were no seedlings. On the other hand, seedlings were the most abundant class in all the other fragments and the least abundant class was juvenile.

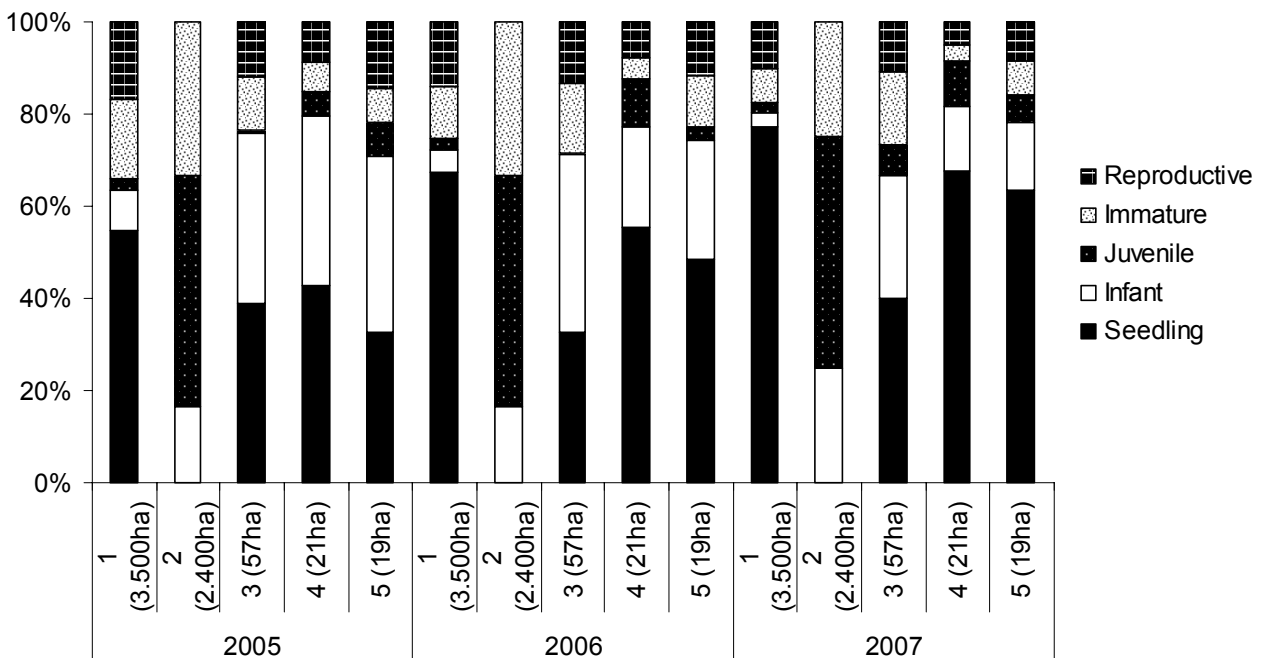


Figure 5: Population structure of *Geonoma schottiana* presented in terms of proportion, in each fragment and in each year.

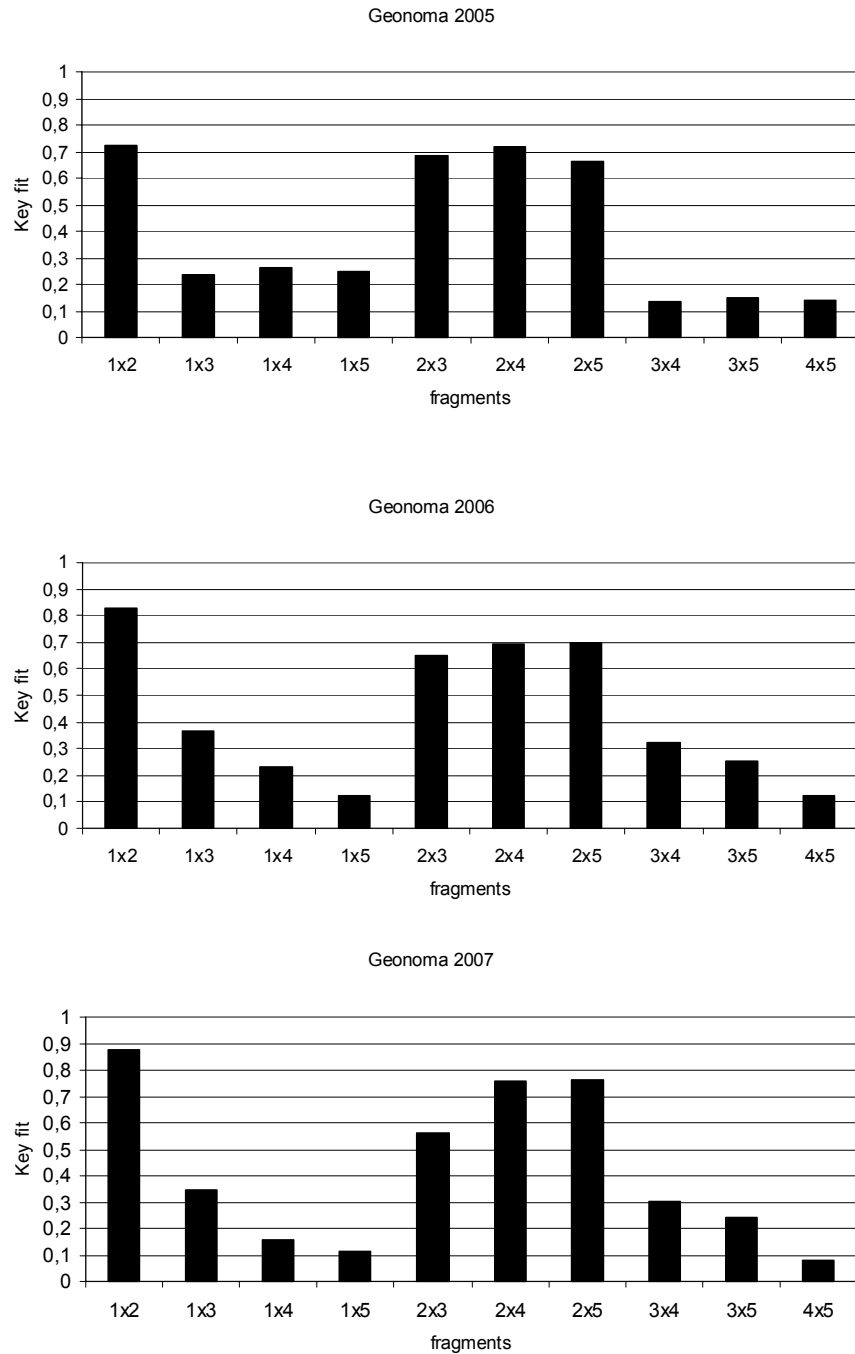


Figure 6: Comparison between population structure of *Geonoma schottiana* of five fragments of the Atlantic Forest in 2005, 2006 and 2007 collection. A value of 1 represents that the two populations compared are completely different, and a value of 0 that the two populations are completely similar. Fragment 1= 3.500 ha, fragment 2= 2.400 ha, fragment 3= 57 ha, fragment 4= 21 ha and fragment 5= 19 ha.

3.3 Palm Heart harvesting of *Euterpe edulis*

The harvest of palm hearts always causes the individual death. We only found this harvest in the three private fragments (Table 3). In fragment 4 we did not find individuals harvested in the plots, but we did observe harvested individuals outside of the plots.

Table 3. Number of *Euterpe edulis* individuals in the plots which had the palm heart extracted resulting on the death of the individual during the 2007 season in the five forest fragments studied in the Atlantic Forest, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil.

Fragment	<i>Euterpe edulis</i> harvested
1 (3,500ha)	0
2 (2,400ha)	0
3 (57ha)	8
4 (21ha)	0
5 (19ha)	21

3.4 Harvesting of *Geonoma schottiana* leaves

The harvest of *G. schottiana* leaves rarely causes mortality. But sometimes, the whole crown is cut (Table 4). Usually only the oldest leaves are cut and the newest leaves are left. In 2007, we found 49 individuals with harvested leaves, and only in private fragments.

Tabela 4. Number of *Geonoma schottiana* individuals in the plots that had their leaves extracted or their stem cut during the 2007 in the five forest fragments studied in the Atlantic Forest, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil.

Fragment	Leaves extracted	Stem cut
1 (3,500ha)	0	0
2 (2,400ha)	0	0
3 (57ha)	19 (9 reproductives and 10 immature)	2 (reproductives)
4 (21ha)	21 (15 reproductives, 5 immature e 1 juvenile)	6 (5 reproductives, 1 immature)
5 (19ha)	1 (immature)	0

4. Discussion

4.1 Plant Density

Comparing to others palm species densities reported in the literature, it was found much higher densities than that we found: *G. orbignyana* with a density of 16100 palms/ha in Colombia where it was lightly harvested until 2 years before the study (Rodríguez-Buriticá *et al.* 2005), *G. schottiana* in a gallery forest of Central Brazil had a mean density of 14034 palms/ha (Sampaio 2006), a number much higher than we found in Atlantic Forest, *E. edulis* density in a well preserved Atlantic forest ranged from 7807 – 18093 palms/ha (individuals with exposed stipe <1.3 m) and 511 – 574 palms/ha (individuals with exposed stipe > 1.3 m) (Reis *et al.* 2000). This study found a much higher density than we found for the entire population of *E. edulis*. *Attalea humilis*, an endemic and abundant understory palm of Atlantic forest, ranged in density from 120-900 palms/ha in three small fragments (1.6, 6.4 and 9.9 ha) in the same region of our study (Souza and Martins 2004). Comparing to *Attalea humilis*, we found lower density for *A. aculeatissimum* only in the fragment 4. *E. edulis* and *G. schottiana* had lower densities only in fragment 2.

The three palms had higher density in at least one of the bigger fragments, comparing to the smaller fragments. None of the three species had higher density in one of the smaller fragments. The same result was reported by Arroyo-Rodríguez *et al.* (2007) studying *Astrocaryum mexicanum*, where small and more irregular fragments presented lower reproductive densities of this palm. *E. edulis* and *G. schottiana* had lower densities in one of the bigger fragment (fragment 2). Chazdon (1996) showed that in addition to natural factors like soil, topography and humidity, human activity and historical perturbation also influence the distribution and the dynamic of palm populations. So, the difference that we found for the *E. edulis* and *G. schottiana* density could be because fragment 2 has been unprotected for a long time. It used to belong to a train company which planted *Eucalyptus* species and may have used its natural resources, like palm heart. Or because the study site where we collected the data is unfavorable for these two species.

Besides the size of the fragments, the two bigger fragments are Reserves and no harvest of *E. edulis* and *G. schottiana* is permitted. Fragment 1 has been a protected reserve since 1975 and fragment 2 since 1998. Both the fragment size and the protected status can influence population size. Rodríguez-Buriticá *et al.* (2005) studying *Geonoma orbignyana*, which is subject to leaf harvest, found that this

understory species is specially sensitive to intense harvest given the light limitation it experiences inside the forest. In this same study, they found that few individuals are required to maintain high levels of seed production since few individuals produce most of the fruits in the population (five palms produce 41% of the fruits). Typically after defoliation, leaf production is stimulated and reproduction is suspended (Anten *et al.* 2003, Zuidema *et al.* 2007). Zuidema (2000) reported a strong negative effect of palm heart exploitation on the population of *Euterpe precatoria* concluding that intensive exploitation is incompatible with this species' life history due to the low recruitment ability of the palm. Nodari *et al.* (2000) observed that under repeated cycles of exploitation, *E. edulis* population can experience sharp declines and local extinctions. These may be the reason why the two harvested species are in low density in the smaller fragments: individuals face difficulty in recovery after harvest, just as *Geonoma* species, due to the reduction in fruit production and the removal of the bigger and healthier individuals. On the other hand, Fantini & Guries (2007) suggested that palm heart exploitation of *E. edulis* could be managed to provide adequate regeneration while permitting a sustainable harvest. *A. aculeatissimum* is not a harvested species and has clonal growth (more than 50% of the population are clonal (Chapter 1), and its' density is not negatively affected by the reduction of habitat or modification of forest structure that comes with the fragmentation and with the harvesting of the other two species. This characteristic may be influencing the density of *A. aculeatissimum*. In general, the densities of palms subjected to harvest demonstrate the importance of the maintenance of protected bigger areas of the Atlantic Rain forest.

4.2 Population Structure

The *Astrocaryum aculeatissimum* populations seem to be stable over time. This palm had the most structural similarity between fragments with less than 40% of demography difference between areas. The two larger fragments had proportionally more seedlings and fewer reproductive individuals, indicating that bigger fragments had better conditions for individual recruitment. On the other hand, the smaller fragments (3 and 5) had relatively fewer seedlings and more reproductive individuals, suggesting limitations on the establishment and development of seedlings. The fragment 4 diverges most in terms of structure. There was only one aggregate of this species in the whole fragment and it had very few juveniles. The reproductives in the smaller fragments may be having difficulties in reproduction. The same result was found by Souza & Martins (2004) studying a palm species (*Attalea humilis*) in small Atlantic forest fragments (1.6, 6.4 and 9.9 ha). They observed that the stage structure

of the populations was dependent on the fragment, but generally later stages were more abundant than initial ones. Palm seedlings were negatively affected by the reserve size in Amazon forest fragments (Scariot 1999). Therefore, the seedling stage of palms seems to be impacted by the size of the fragment. There are two possible explanations for this result. One reason may be that many palm species are obligate outcrossers (Murcia 1996), and pollination frequently depends on highly specialized insect species (Henderson 1986). Therefore, pollen limitation generates a decline in seed production and potentially reduces recruitment (number of seedlings), thereby affect population growth and persistence (Tomimatsu & Ohara 2002, Ward & Johnson 2005). The other possible reason is related to loss of seed dispersers (Galetti *et al.* 2006). The effect of loss of seed dispersers can be especially pervasive for plants that rely on few frugivore species for seed dispersal, such as the large-seeded palms, like *A. aculeatissimum*. Therefore, the loss of insect pollination and seed dispersers in small fragments may be the reason for recruitment limitation in these fragments for these palm species.

The population structure of *E. edulis* in the smaller fragments seems to be highly impacted by the palm heart harvest; the great proportion of its population was represented by immature individuals. In 2006 a random effect caused a shift in population structure in fragment 4 and as a consequence the seedlings became the majority of the population. This species is highly sought after for its palm heart in the Atlantic forest (Fantini & Guris 2007). As we can see for the demographic structure of *E. edulis*, the harvesting of its palm heart in the smaller fragments seems to have a high impact on population viability. Harvesting methods that involve stem cutting reduce populations because they affect a crucial vital rate (Franco & Silvertown 2004) and difficultly are sustainable (Svenning & Macia 2002). It is important to note that our study was conducted in two National Biological Reserves, and even within these protected areas the *E. edulis* populations seem not to be recovering from harvest.

The population of *G. schottiana* in fragment 2 has the most divergent structure. It may be because it did not have seedlings and this was the stage most abundant in the others fragments. Likewise *E. edulis*, *G. schottiana* was harvested but in a different way. Leaves of *G. schottiana* were harvested for floral arrangements in the landscape studied. There were two methods for harvesting the leaves: cutting the stem of the plant and causing mortality, or removing only the leaves. The majority of individuals harvested of *G. schottiana* had only the leaves removed and the individuals were not killed. So, this harvest seems to be sustainable because even in the fragments where harvest is occurring, the majority of the population was represented by seedlings. Therefore, the populations in

the smaller fragments have the potential for recovery, even with harvest. Defoliation studies showed that understory palms are remarkably tolerant to complete defoliation (Oyama & Mendoza 1990, Chazdon 1991). This seems to be the case of *G. schottiana*.

5. Final considerations

A. aculeatissimum, *E. edulis* and *G. schottiana* densities were not influenced by the size of the fragment. *A. aculeatissimum* population structure was altered in the smaller fragments, specially the seedlings and the reproductives. *E. edulis* had a strong effect in its population structure in the landscape studied. On the other hand, *G. schottiana* did not have a strong effect in its population structure by the size of the fragment and by the harvesting of its leaves. Therefore, the response of density and population structure seems to be species dependent, it depends of the natural history of the species and if the palm is harvested, of the kind of the harvest.

6. References

- Anten, N.P.R., Martínez-Ramos, M., Ackerly, D.D. 2003. Defoliation and growth in an understory palm: quantifying the contributions of compensatory responses. *Ecology* 84: 2905-2918.
- Arroyo-Rodríguez, V., Aguirre, A., Benítez-Malvido, J., Mandujano, S. 2007. Impact of rain forest fragmentation on the population size of a structurally important palm species: *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 138: 198-206.
- Bierregaard, R.O., et al. 1997. Key priorities for the study of fragmented tropical ecosystems. Pages 515-525 in W.F. Laurance and R.O. Bierregaard, editors. *Tropical forest remnants: ecology, management and conservation of fragmented communities*. University of Chicago Press, Chicago.
- Bruna, E.M. 2003. Are populations in fragmented habitats recruitment limited? Tests with an Amazonian herb. *Ecology* 84: 932-947.

- Bruna, E.M. & Kress, W.J. 2002. Habitat fragmentation and demographic structure of an Amazonian Understory herb (*Heliconia acuminata*). *Conservation Biology* 16: 1256-1266.
- Bruna, E.M. & Oli, M.K. 2005. Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: life-table response experiments. *Ecology* 86: 1816-1824.
- Carvalho, F.A. 2005. Efeitos da fragmentação florestal na florística e estrutura da Mata Atlântica submontana de região de Imbaú, município de Silva Jardim, RJ. MS. Dissertation, University of North Fluminense.
- Chazdon, R.L. 1996. Spatial heterogeneity in tropical forest structure: canopy palms as landscape mosaics. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 8-9.
- Chazdon, R.L. 1991. Effects of leaf and ramet removal on growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clonal understory palm. *Journal of Ecology* 79: 1137-1146.
- Eriksson, O. 1996. Regional dynamics of plants: a review of evidence for remnant, source-sink and metapopulations. *Oikos* 77: 248-258.
- Ewers, R.M. & Didham, R.K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Review* 81: 117-142.
- Fantini, A.C. & Guries, R. 2007. Forest structure and productivity of palmitero (*Euterpe edulis* Martius) in the Brazilian Mata Atlântica. *Forest Ecology and Management* 242: 185-194.
- Fahrig, L. 2002. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Application* 12: 346-353.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16: 265-280.
- Franco, M. and Silvertown, J. 2004. A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology* 85: 531-538.

- Freckleton, R.P., Silva Matos, D.M., Bovi, M.L.A. & Watkinson, A.R. 2003. Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *Journal of Applied Ecology* 40: 846-858.
- Galetti, M. & Aleixo, A. 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *Journal of Applied Ecology* 35: 286-293.
- Galetti, M., Donatti, C.I., Pires, A.S. Guimarães Jr., P.R., Jordano, P. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic Forest palm: the combination effects of defaunation and Forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 141: 149.
- Giulietti, A.N., Harley, R.M., Queiroz, L.P., Wanderley, M.G.& Van den Berg, C. 2005. Biodiversidade e conservação das plantas no Brasil. *Megadiversidade* 1: 52-61.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, New York.
- Henderson, A. 1986. A review of pollination studies in the Palmae. *Botanical Review* 52, 221–259.
- Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R., 1995. *Field guide to the palms of the Americas*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Jules, E.S. 1998. Habitat fragmentation and demographic change for a common plant: *Trillium* in old-growth forest. *Ecology* 79: 1645-1656.
- Kapos, V. 1989. Effects of isolation on the water status of forest patches in the Brazilian Amazon. *Journal of Tropical Forest* 5: 173-185.
- Laurance, W.F., Ferreira, L.V., Merona, J.M.R., Laurance, S., Hutchings, R.W. & Lovejoy, T. 1998a. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology* 12: 460-464.
- Laurance, W.F., Ferreira, L.V., Merona, J.M.R. & Laurance, S.G. 1998b. Rain forest fragmentation and the dynamics of Amazonian tree communities. *Ecology* 79: 2032-2040.

- Lorenzi, H., Souza, H.M., Medeiros-Costa, J.T., Cerqueira, L.S.C. & Ferreira, E. 2004. Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas. Nova Odessa, SP : Editora Plantarum.
- Murcia, C., 1996. Forest fragmentation and the pollination of neotropical plants. In: Schelhas, J., Greenberg, R. (Eds.), Forest Patches in Tropical Landscapes. Island Press, Washington, DC, pp. 19–36.
- Nodari, R.O., Fantini, A.C., Reis, A., Reis, M.S. 2000. Restauração de populações de *Euterpe edulis* Martius (Arecaceae) na Mata Atlântica. In: Reis, M.S., Reis, A., (eds.), *Euterpe edulis* Martius (Palmitreiro): biologia, conservação e manejo. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí.
- Oyama, K. and Mendoza, A. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction, and survival of a neotropical dioecious palm, *Chamaedora tepejilote*. Biotropica 22: 119-123.
- Primack, R.B. 1995. A primer of conservation biology. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Ranta, P., Blom, T., Niemelä, J., Elina, J. & Sitonem, M. 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. Biodiversity and Conservation 7: 385-403.
- Reis, M.S., Fantini, A.C., Nodari, R.O., Reis, A., Guerra, M.P., Mantovani, A. 2000. Management and Conservation of Natural Populations in Atlantic Rain Forest: The Case Study of Palm Heart (*Euterpe edulis* Martius). Biotropica 32: 894-902.
- Rizzini, C.T. 1979. Tratado de fitogeografia do Brasil, aspectos sociológicos e florísticos. HUCITEC/Ed. Da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil.
- Rodríguez-Buriticá, S., Orjuela, M.A., Galeano, G. 2005. Demography and life history of *Geonoma orbignyana*: Un understory palm used as foliage in Colombia. Forest Ecology and Management 211: 329-340.
- Sampaio, M.B. 2006. Ecologia Populacional da palmeira *Geonoma schottiana* Mart. em mata de galeria no Brasil Central. Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília.

- Santos, K., Kinoshita, L.S., Santos, F.A.M. 2007. Tree species composition and similarity in semideciduous forest fragments of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 135: 268-277.
- Scariot, A. 1999. Forest fragmentation effects on palm diversity in central Amazonia. *Journal of Ecology* 87: 66-67.
- Schemske, D.W., Husband, B.C., Ruckelshaus, M.H., Goodwillie, C., Parker, I.M., Bishop, J.G. 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75: 584-606.
- Siqueira, L.P., Matos, M.B., Matos, D.S., Portela, R.C.Q., Braz, M., Silva-Lima, L. 2004. Using the variances of microclimate variables to determine edge effects in small forest fragments of Atlantic Rain Forest, South-Eastern Brazil. *Ecotropica*: 10: 59-64.
- Silva Matos, D.M., Freckleton, R.P. & Watkinsos, A.R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80: 2635-2650.
- Souza, A.F. 2007. Ecological interpretation of multiple population size structures in trees: the case of *Araucaria angustifolia* in South America. *Austral Ecology* 32: 524-533.
- Souza, A.F. & Martins, F.R. 2002. Spatial distribution of an undergrowth palm in fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Plant Ecology* 164: 141-155.
- Souza, A.F. & Martins, F.R. 2004. Population structure and dynamics of a neotropical palm in fire-impacted fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation* 13: 1611-1632.
- Svenning, J.C. and Macia, M.J. 2002. Harvesting of *Geonoma macrostachys* Mart. leaves for thatch: an exploration of sustainability. *Forest Ecology and Management* 167: 251-262.
- SYSTAT 2004. Standard Version, Version 11. SPSS Inc., Chicago, Illinois.
- Tabarelli, M. & Gascon, C. 2005. Lições da pesquisa sobre fragmentação: aperfeiçoando políticas e diretrizes de manejo para a conservação da biodiversidade. *Megadiversidade* 1: 181-188.
- Tabarelli, M., Silva, J.M.C. & Gascon, C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of neotropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13: 1419-1425.

- Tomimatsu, H. & Ohara, M. 2002. Effects of forest fragmentation on seed production of the understory herb *Trillium camschatcense*. *Conservation Biology* 16: 1277-1285.
- Viana, V.M., Tabanez, A.A.J. & Batista, J.L. 1997. Dynamics and restoration of forest fragments in the Brazilian Atlantic Moist Forest. In: Laurance, W.F. & Bierregaard, R.O. (ed). *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management, and Conservation of Fragmented Communities*, pp: 351-365. Editado por University of Chicago Press, Chicago, EUA.
- Walter, H. 1971. *Ecology of Tropical and Subtropical Vegetation*. Oliver and Boyd, Edinburgh, UK.
- Ward, M. & Johnson, S.D. 2005. Pollen limitation and demographic structure in small fragmented populations of *Brunsvigia radulosa* (Amaryllidaceae). *Oikos* 108: 253-262.
- Williams-Linera, G. 1990. Vegetation structure and environmental conditions of forest edges in Panama. *Journal of Ecology* 78: 356-373.
- Zuidema, P.A. 2000. Demography of exploited tree species in the Bolivia Amazon. PROMAB Scientific series 2, Riveralta, Bolivia.
- Zuidema, P.A., Kroon, H., Werger, M.J.A. 2007. Testing sustainability by prospective and retrospective demographic analyses: evaluation for palm leaf harvest. *Ecological Applications* 17: 118-128.
- Zar, J.H., 1999. *Biostatistical Analysis*. 4th Edition. Prentice-Hall, New Jersey.

CAPÍTULO 3

Population growth rates and perturbation analysis of three palm species in Atlantic Rain Forest fragments: a landscape approach

Resumo – Modelos matriciais constituem uma excelente ferramenta na elaboração de planos de manejo. Nestes estudos, critérios geralmente usados para avaliar a sustentabilidade de uma população são a taxa de crescimento populacional (λ) e a elasticidade, que quantifica o efeito de cada taxa vital no λ da população. Aqui, testamos a hipótese de que a redução do habitat leva populações de palmeiras a uma taxa de crescimento negativo em uma paisagem tropical fragmentada. Comparamos a dinâmica (λ e elasticidade) de uma espécie de palmeira com crescimento clonal e que não é explorada (*Astrocaryum aculeatissimum* (Schott) Burret), a de uma espécie solitária e que tem exploração semelhante à madeireira (*Euterpe edulis* Mart.) e a de uma outra que também é solitária e que tem as suas folhas exploradas (*Geonoma schottiana* Mart.). Esse estudo foi conduzido em cinco fragmentos florestais de Mata Atlântica, com tamanho variando de 19 to 3.500 ha. Foi amostrado um total de 0,81 ha em cada fragmento, somando 4,05 ha amostrados na paisagem. Todos os indivíduos das três espécies foram marcados em 2005 e a sua sobrevivência monitorada em 2006 e 2007. Nestes anos, todos os novos indivíduos foram marcados. O estágio ontogenético de cada indivíduo foi determinado (plântula, infante, jovem, imaturo e reprodutivo). Para cada espécie, matrizes agregadas foram construídas para cada transição anual, onde foram somadas todas as parcelas de todos os fragmentos, e depois estimadas as probabilidades de transição e fecundidade. Baseado nas matrizes agregadas, as taxas de crescimento assintótico de *A. aculeatissimum* e de *G. schottiana* não foram diferentes de 1, sugerindo que essas populações não estão crescendo e nem diminuindo de tamanho. A projeção indicou redução no tamanho populacional de *E. edulis*, com 95% do intervalo de confiança de λ não excedendo a 1 no segundo intervalo de amostragem. As sobrevivências de *A. aculeatissimum*, *E. edulis* e *G. schottiana* foram altas para todos os estádios, excedendo 85% para os estádios pós plântula. Para plântulas, *A. aculeatissimum* teve a maior sobrevivência, *E. edulis* uma sobrevivência intermediária e *G. schottiana* a menor sobrevivência. Para as espécies estudadas, nós encontramos que a taxa vital mais importante é a sobrevivência dos maiores indivíduos. Os valores de elasticidade encontrados são consistentes com o relatado na literatura, onde a sobrevivência dos indivíduos, principalmente dos maiores, é crítica para a manutenção das populações de espécies de vida longa, como árvores e arbustos. Nossos resultados confirmam que a manutenção de altas taxas de sobrevivência de indivíduos reprodutivos pode ser um importante alvo na conservação de espécies, especialmente dos maiores indivíduos de *E. edulis*.

Abstract - Matrix models constitute an excellent tool for elaborating management plans in a context of sustainability. In such studies, a commonly used criterion for sustainability is the population growth rate (λ) and elasticity, which quantifies the effect of vital rates on λ . Here, we test the hypothesis that habitat reduction leads to negative population growth rates for palms in a fragmented tropical landscape. We compared the dynamic (λ and elasticities) of one palm species that has clonal growth and is not harvested (*Astrocaryum aculeatissimum* (Schott) Burret), to one species that is solitary and has a harvesting method similar to logging (*Euterpe edulis* Mart.), to another that is also solitary and has its leaves harvested (*Geonoma schottiana* Mart.). The study was carried out in five fragments of Atlantic forest, ranging from 19 to 3,500 ha in size. A total of 0.81 ha was censused in each fragment, for a total of 4.05 ha throughout the landscape. All individuals of the three palms species were tagged

in 2005 and their survival was monitored in 2006 and 2007. All new plants were also recorded. Each individual was assigned to one of the five ontogenetic stages: seedling, infant, juvenile, immature and reproductive. Summary matrices were constructed for each transition years by pooling data from all plots of all fragments together for each species, and then estimating the transition probabilities and fecundity using pooled data. Based on summary matrices made by pooling all fragments together, *A. aculeatissimum* and *G. schottiana* asymptotic population growth rates were not significantly different from 1, suggesting that populations of these palms were stable. The projection of *E. edulis* populations was to decrease in size, with 95% confidence intervals of λ for these estimates failing to exceed one in the second transition year. *A. aculeatissimum*, *E. edulis* and *G. schottiana* survivorship was high for all stage classes and exceeded 85% for postseedling stages. For seedling stages, *A. aculeatissimum* had the highest seedling survival, *E. edulis* had intermediate seedling survival, and *G. schottiana* had extremely low seedling survival. We found that the more important vital rates were the survival rates in larger stages for all three species. This result is consistent with other research that shows that survival is critical for population maintenance in long-lived plant species such as shrubs and trees. Our results show that the maintenance of high levels of reproductive survivorship should be a focus of conservation strategies for these species, especially in the case of large *E. edulis* individuals.

1. Introduction

Population projection matrices have become the model of choice in plant demographic studies because they are well suited to the range of complex life cycles typical of plants (Silvertown *et al.* 1996). Matrix-based demographic models also provide an excellent means by which to assess the consequences of altered recruitment for plant population dynamics (Bruna 2003), and the analysis of these matrices provides a range of measures of population structure and behavior that afford comparison between species (Caswell 2001). Finally, matrix models constitute an excellent tool for elaborating management plans in a context of sustainability (Silvertown *et al.* 1996, Escalante *et al.* 2004, Zuidema *et al.* 2007). They are commonly used to project what the asymptotic growth rate of a population, or λ , would be if a set of environmental conditions were maintained indefinitely (Caswell 2001). The dominant eigenvalue of the matrix (λ) may be used as a measure of fitness for organisms possessing a particular set of traits in a particular environment (Caswell 2001).

In species from which seeds, leaves or other non-timber products are harvested, demographic studies can play an important role in sustainability analysis (Svenning and Macía 2002, Zuidema *et al.* 2007). In such studies a commonly used criterion for sustainability is the population growth rate (λ), where values of $\lambda < 1.0$ indicate population decline and are often interpreted as unsustainable (Bernal 1998, Caswell 2001, Svenning and Macía 2002).

Quantifying the effects of different life stages or life-history processes and vital rates on the λ of a population, known as perturbation analysis (Caswell 2000 and 2001), is a principal aim of demography (Morris and Doak 2005). These effects are typically measured by the “sensitivities” of the transition elements or vital rates comprising the population growth rate or by related quantities termed “elasticities”, both of which can be calculated from population projection matrices (Caswell 2001). Sensitivity is simply the first derivative of the population growth rate with respect to a demographic rate such as a survival or birth rate (Caswell 2001). In other words, sensitivity gives the absolute effect on λ of changes in any entry of the matrix. Elasticities are weighted sensitivities that represent the proportional change in the population growth rate resulting from a proportional change in a demographic rate (Caswell 2001). In other words, elasticities of λ with respect to the vital rates are often interpreted as the “contributions” of each vital rate to λ . The elasticity values may be summed across selected regions of a matrix in order to compare the relative importance of, say, fecundity with the importance of growth (Silvertown *et al.* 1993). This makes it possible to not only compare the effect of altering one transition in the life cycle on a population’s rate of increase with the effect of changing another, but also allows comparison between populations and between species (Silvertown *et al.* 1996, Franco and Silvertown 2004).

In conservation biology, sensitivities and elasticities are used to determine which life stages (e.g., juveniles vs. reproductives) or demographic rates (e.g., survival vs. reproduction) should be the primary targets of management efforts aimed at reversing the decline of an endangered population (Silvertown *et al.* 1996, Caswell 2000). As a result, perturbation analysis is now a standard tool in demography (Caswell 2000). The perturbation analysis is a prospective analysis in the way that it looks forward and asks how much λ would change in response to specified changes in one or more of the vital rates (Caswell 2000). Because prospective analyses project the consequences of future changes in the vital rates, they have become an important tool in life history theory and conservation biology (Caswell 2000).

In population modeling, it is common to assume a stable population structure and examine how underlying vital rates, such as fecundity and survival, affect long-term population size and rate of growth (e.g., λ) (Koons *et al.* 2007). Morris and Doak (2004) and Franco and Silvertown (2004) suggested that the best way to analysis population dynamic through matrix is to use underlying vital rates. A single vital rate often contributes to several matrix elements, and variation in the vital rates

(e.g., the survival and growth probabilities) generates variation in the matrix elements (e.g., the probability an individual undergoes a transition to the next largest size class). Buffering of a survival rate would simultaneously buffer all of the matrix elements influenced by that survival rate. For example, transitions represented by progression involve a survival rate as well as a positive growth rate that causes individuals to graduate between classes. Treating matrix elements as independent when testing for buffering is not justified (but is often the only available option when the amalgamated matrix elements, and not the underlying vital rates values, are the only data published, which was true for most of the demographic studies in literature). Ideally, demographic comparisons between populations should be made using elasticities of vital rates themselves, rather than for matrix elements that are compound of those rates (Franco and Silvertown 2004). In addition, matrix element elasticities appear to be sensitive to the definition and number of size classes used in matrix construction (Franco and Silvertown 2004). Zuidema (2000) found that greatly increasing the number of size categories significantly changed the elasticities of matrix elements, but left vital rates elasticities almost unaltered. Thus, interspecific comparisons between species, which inevitably involve comparing matrix models that differ in their construction, will be less prone to error if they are based upon vital rates elasticities (Franco and Silvertown 2004). Morris and Doak (2004) ended their article with a plea to the authors of demographic studies to publish the vital rate estimates so that comparative studies of demographic buffering may be possible in the future.

Palms are considered a “keystone” family in the neotropics, acting as the main food source for most animals in periods of fruit scarcity (Terborgh 1986). Here, we test the hypothesis that habitat reduction leads to negative population growth rates for palms in a fragmented tropical landscape. Deforestation and fragmentation of natural ecosystems are some of the most pervasive global environmental changes, particularly affecting old-growth forest in tropical regions (Myers *et al.* 2000). One of the tropical forests facing a fast-paced destruction is the Atlantic Rain forest of Brazil. This ecosystem, which once stretched about 4000 km along the cost of Brazil, covers more than 1 million km² and has one of the highest recorded levels of endemism (Myers *et al.* 2000). For instance, 10 genera and about 45 species of palms occur in the Atlantic forest, most of them endemic to this ecosystem (Henderson *et al.* 1995). Today, less than 8% of the Atlantic forest remains (SOS Mata Atlântica 2008) and most of the fragments left are less than 100 hectares in size (Ranta *et al.* 1998). In this highly impacted tropical forest, we compared the dynamic of one palm species that has clonal growth and is not harvested (*Astrocaryum aculeatissimum*), to one species that is solitary and has a

harvesting method similar to logging (*Euterpe edulis*), to another that is also solitary and has its leaves harvested (*Geonoma schottiana*). Our goal is to understand the dynamics of these species in a fragmented landscape and propose potential management interventions.

In this study we used a stage-classified (e.g., Lefkovitch) matrix population model to address the following questions: (1) What are the projected values of λ for *Astrocaryum aculeatissimum*, *Geonoma schottiana* and *Euterpe edulis* populations in a fragmented landscape? (2) What lower-level vital rates have large influences of λ , suggesting they would make suitable targets or management interventions?

2. Methods

2.1 Study site

The study was carried out in five fragments of Atlantic forest; two reserves: the National Biological Reserve of Poço das Antas and National Biological Reserve of União and in three private fragments: Santa Helena, Estreito and Afetiva-Jorge. They are located in the municipality of Silva Jardim, Casimiro de Abreu and Rio das Ostras, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. These municipalities still have 33% (31,466ha), 30% (14,031ha) e 15% (3,429ha) of forest, respectively (SOS Mata Atlântica 2008). These fragments were part of a forest continuum until a century ago (Carvalho 2005). The fragmentation process began at this time by the implementation of agriculture, specially the “cafeicultura”.

The National Biological Reserve of Poço das Antas covers approximately 3,500 ha, the National Biological Reserve of União covers approximately 2,400 ha, and the private fragment Santa Helena covers approximately 57 ha, Estreito approximately 21 ha and Afetiva-Jorge 19 ha of lowland Atlantic Rain forest (‘floresta pluvial baixo montana’, according to Rizzini 1979). Details on the vegetation structure of the fragments can be found in Carvalho (2005). The two reserves and the three fragments are surrounded by pasture, agricultural fields and secondary forest. The climate is classified as Walter and Lieth’s Equatorial type (Walter 1971), with mean annual rainfall of ca. 2100 mm (1987 –

1997 data, Souza and Martins 2004). There is no distinct dry season and, despite large variation between years, a drier period occurs normally from May to August.

2.2 Study species

The three studied species was chosen because they are the native palms most abundant in the studied area and are present in all five fragments.

Astrocaryum aculeatissimum (Schott) Burret is a monoecious, shade-tolerant, slow-growing, solitary or multi-stemmed palm with abundant black spines in the stem. It is typically 4 - 8 m in height and 11 - 15 cm in diameter (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). This species is endemic to the southeastern Atlantic Forest, occurring from Bahia to Santa Catarina (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). It grows in the understory of lowland forest, it is also rarely found in flooded sites and occasionally in the matrix surrounding the forest fragments.

Euterpe edulis Mart. (palmito Juçara) is a monoecious, solitary, shade-tolerant and slow-growing palm. It is a subcanopy palm, can reach 20 m in height and 10 - 15 cm in diameter. It occurs in forests primarily along the Atlantic coast of Brazil, reaching inland at least to Brasília and just reaching Argentina and Paraguay (Henderson *et al.* 1995). It occupied the crests or slopes of hills and flooded sites up to 1000 m elevation (Henderson *et al.* 1995, Silva-Matos and Watkinson 1998). This species is harvested for its palm heart and it is one of the most abundant and valuable non-timber forest products in the Atlantic forest (Fantini and Guris 2007). Intensive harvesting has led to the decline of the palm over much of the region, many of the surviving populations are small and fragmented (Silva-Matos *et al.* 1999, Galetti and Aleixo 1998). The heart of the palm, or palmito, corresponds to the apical meristem of the plant, together with the developing new leaves, and is harvested by cutting stems (Silva-Matos *et al.* 1999). *Euterpe edulis* has a single apical meristem, and removal of the heart of palm results in the death of the plant. The palm must be 8 years old before it is large enough to be harvested (Gaiotto *et al.* 2003). In order for a population to persist there must be a minimum of 50-60 reproductive individual/ha (Freckleton *et al.* 2003).

Geonoma schottiana Mart. (Ouricana) is a monoecious, solitary or rarely multi-stemmed species, shade-tolerant and slow-growing palm. It is typically 1 - 4 m in height, 2.5 - 4 cm of diameter, occupies the forest understory of lowland forest (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). This

species occurs in Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina, Minas Gerais and Goiás, in Atlantic Rain Forest and in Cerrado (Henderson *et al.* 1995, Lorenzi *et al.* 2004). In the studied region, leaves of *G. schottiana* currently are harvested for floral arrangements. There are two methods for harvesting the leaves: cutting the stem of the plant and causing mortality, or removing only the leaves.

Based on morphological and morphometrical analysis, we distinguished five ontogenetic stages for each palm species (details in Chapter 1). These categories were established as follows for *Astrocaryum aculeatissimum*: (1) Seedling; individuals with bifid leaves. (2) Infant; individuals with bifid leaves and incompletely segmented ones or only incompletely segmented ones. (3) Juvenile; individuals with the first completely segmented leaf blades, but bifid leaves and incompletely segmented ones can be also present. (4) Immature; individuals with completely segmented leaf blades and apparent stem but no signals of reproductive event. (5) Reproductive; individuals recognized by the production of flowers and fruits. *Euterpe edulis*: (1) Seedling; individuals with palmate leaves. (2) Infant; individuals with completely segmented leaves, but palmate ones can still be present. (3) Juvenile; individuals with only completely segmented leaf blades and maximum diameter of 52 mm but stemless. (4) Immature; individuals with completely segmented leaf blades, apparent stem with diameter bigger than 52 mm but no signals of reproductive event. (5) Reproductive; individuals recognized by the production of flowers and fruits. *Geonoma schottiana*: (1) Seedling; individuals with bifid leaves. (2) Infant; individuals with bifid leaves or incompletely segmented ones or completely segmented ones, with diameter but stemless. (3) Juvenile; individuals with bifid leaves or incompletely segmented ones or completely segmented ones, with apparent stem and diameter up to 30 mm. (4) Immature; individuals with bifid leaves or incompletely segmented ones or completely segmented ones, with apparent stem and diameter bigger than 30 mm but no signals of reproductive event. (5) Reproductive; individuals recognized by the production of flowers and fruits.

2.3 Demographic plots and annual censuses

Palms were censused in nine 30 x 30 m plots in each fragment, distributed systematically in 3 blocks. Each block had 3 plots that were distanced for 50 m and each block was distanced for 100m. A total of 0.81 ha was censused in each fragment, summing 4.05 ha for the landscape. One block was established in the middle of each fragment and the other two blocks were established on opposite sides

of the first block. In the two National Biological Reserves we used a previously-established trail close to the center of the fragment; all other methods were the same. All individuals of the three palms species were tagged with a numbered aluminum label from June to September of 2005. The survivals of the plants were subsequently monitored between June-September of 2006 and 2007. All new plants were also tagged. Each individual was assigned to one of the five above-mentioned ontogenetic stages. During June-September of 2007 the number of *E. edulis* and *G. schottiana* individuals that was explored was counted inside the plots (Chapter 2).

2.4 Matrix construction

We construct life cycle graphs of stage-structured life histories for *Astrocaryum aculeatissimum* (Figure 1A), *Euterpe edulis* (Figure 2A) and *Geonoma schottiana* (Figure 3A). These were summarized in Lefkovitch matrices, a stage-based matrix model with five ontogenetic stages (Figures 1, 2 and 3 B). The construction of Lefkovitch matrices and their analysis is described in detail elsewhere (Caswell 2001).

Summary matrices were constructed by pooling data from all plots of all fragments together for each species, and then estimating the transition probabilities and fecundity using pooled data (Horvitz and Schemske 1995). We constructed population summary projection matrix **A** for each palm species for each transition years (2005-2006, 2006-2007, Figures 1, 2 and 3 B). A summary matrix is the best means of synthesizing the demography of multiple populations, as opposed to a matrix composed of the average of multiple projection matrices, because it accounts for the disproportionate weight that low plant numbers in some size classes in some locations can give to transition probabilities (Horvitz and Schemske 1995, Bruna 2003). It had to be done because there are a lot of vital rates that were not observed for all populations. So if we analyze each fragment individually, it would not be a good predictor of the dynamics of these populations. Here, we prefer to have a good predict for how the populations are doing for the entire landscape than having a bad predictor for each fragment population.

The elements of the matrix represent stage-specific transition probabilities or fertility rates and are built from underlying vital rates (Caswell 2001). This matrix allows the quantitative demographic data describing the population life cycle with stage structure to be represented in a standard format (Silvertown *et al.* 1993). From one year to the next, plants can grow into the next ontogenetic stage (G),

remain at the same stage (S), shrink into a smaller stage (R), or die; these are the upper-level vital rates (matrix elements). Each of these rates are a product of lower level vital rates (or underlying vital rates), which represent more concrete biological processes in the life of each individual. To estimate these matrix elements, we calculated first the underlying vital rates (Figures 1, 2 and 3 C).

The underlying vital rates are: $s_j(t)$ is the probability that an individual in ontogenetic stage j survives from year t to year $t+1$, $g_j(t)$ is the probability that a surviving individual in stage j in year t grows into stage $j + 1$ in year $t + 1$, $r_j(t)$ is the probability that a surviving individual in stage j in year t regress to a smaller stage, and the fecundity (f_5) is the ratio of the number of new seedlings observed in $t + 1$ over the number of reproductives individuals in t . Figures 1, 2 and 3 C shows how each matrix element is defined in terms of the lower levels vital rates. More details of how to calculate the underlying vital rates can be find elsewhere (Morris and Doak 2002, Morris and Doak 2005).

2.5 Matrix population model

The summary matrix of each species was analyzed through the deterministic model (Caswell 2001). Each summary matrix was used to calculate the asymptotic population growth rate (λ), as well as the elasticities of λ to different demographic lower level vital rates (Caswell 2001). Here, we focused our analysis on the demographic factors that underlie differences in projected population's growth rate (λ), in a landscape approach. We assessed whether estimates of λ for each species were significantly different from 1.0 by comparing the bias-corrected 95% confidence intervals, which we estimated by bootstrapping (Kalisz and McPeck 1992). The raw data (individuals) were resampled 2000 times to obtain 2000 transitions matrices and calculate the corresponding 95% CI of λ (Caswell 2001, Bruna & Oli 2005). Unlike the elasticities of matrix elements, the elasticities of the underlying vital rates effectively separate the independent influence of the demographic processes on population growth (Franco and Silvertown 2004). Therefore, the vital rate elasticities are preferred because they strictly correspond to the fundamental demographic processes that a matrix element elasticities only approximate (Franco and Silvertown 2004). Note, however, that unlike matrix elements elasticities, vital rates elasticities do not sum 1.

Environment and demographic variability are not included in this model, so the deterministic growth rate (λ) represents a fitness measurement of the population (Caswell 2001). If $\lambda > 1$ the

population analyzed is growing and if $\lambda < 1$ the population is not well-adjusted and is decreasing in size. All matrix analyses were carried out in MATLAB (MathWorks, Natick, Massachusetts, USA).

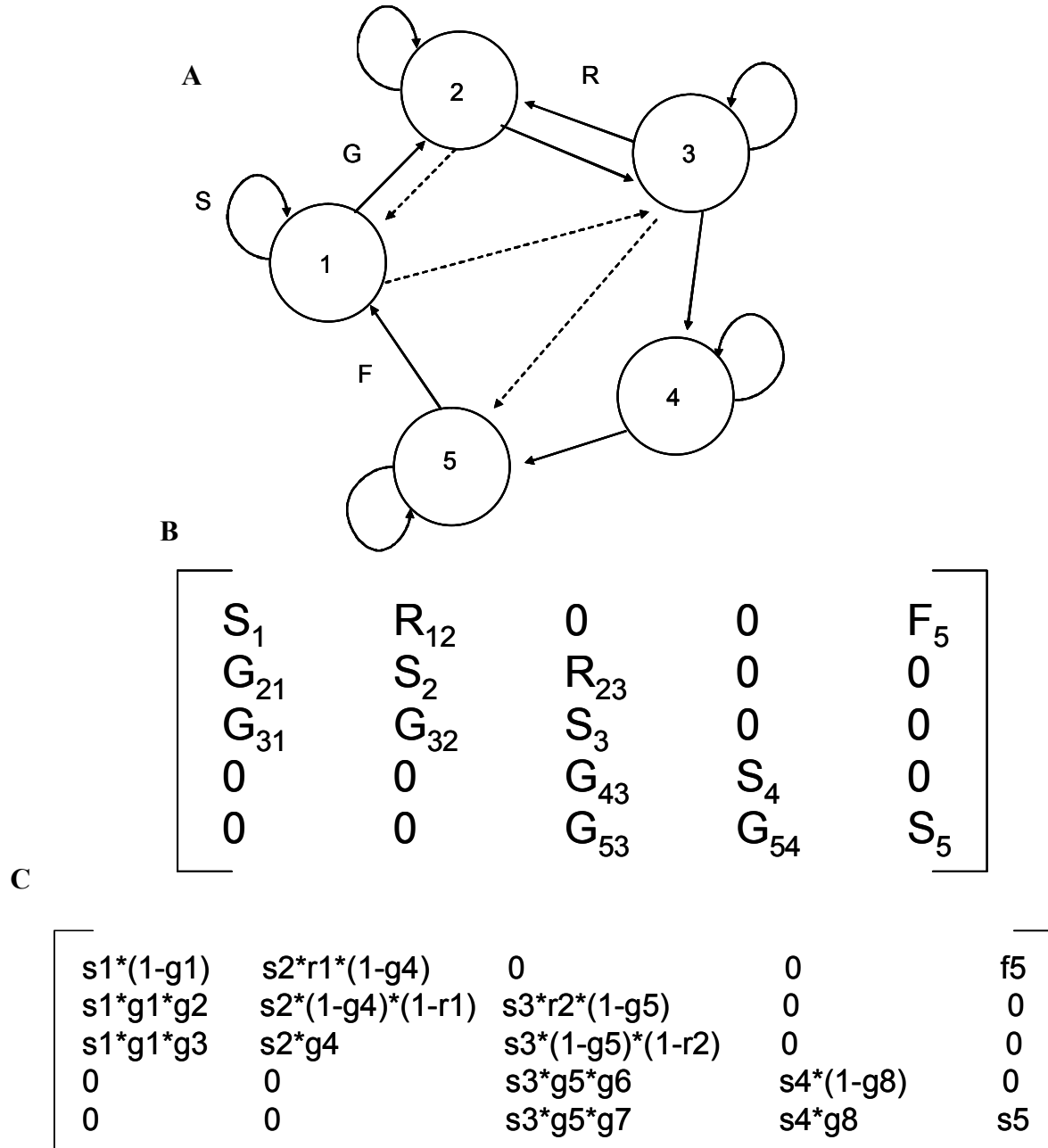


Figure 1: (A) Life-cycle graph for *Astrocaryum aculeatissimum*. Arrows indicate potential transitions between five stage classes, including contribution to seedling (stage class 1) via reproduction. Dashed lines indicate transitions that were rarely observed (<1%). Examples of the transitions elements from matrix A that represent fertility (F), stasis (S), regression (R), and growth (G) are included. Ontogenetic stages: 1- seedling, 2- infant, 3- juvenile, 4- immature and 5- reproductive. (B) A population projection matrix corresponding to the life-cycle in Figure 1 A. The elements of the matrix represent fecundity per reproductive individual (F_5), the probability of survival and growth from a give stage to a larger one (G_{ij}), the probability of survival and regression to smaller stages (R_{ij}), or the probability of survival and remaining in the same stage from one time interval to the next (stasis S_i). Zero entries represent transitions that are never observed. (C) A population projection matrix corresponding to the life-cycle

in Figure 1 A based on the lower levels vital rates. s1, seedling survival; g1, positive growth of seedling; g2, growth of seedling to infant; g3, growth of seedling to juvenile; s2, infant survival; r1, negative growth of infant; g4, positive growth of infant; s3, juvenile survival; r2, negative growth of juvenile; g5, positive growth of juvenile; g6, growth of juvenile to immature; g7, growth of juvenile to reproductive; s4, immature survival; g8, positive growth of immature; s5, survival of reproductive; f5, fecundity, the ratio of the number of new seedlings observed in $t + 1$ over the number of reproductives individuals in t . Zero entries represent transitions that are never observed.

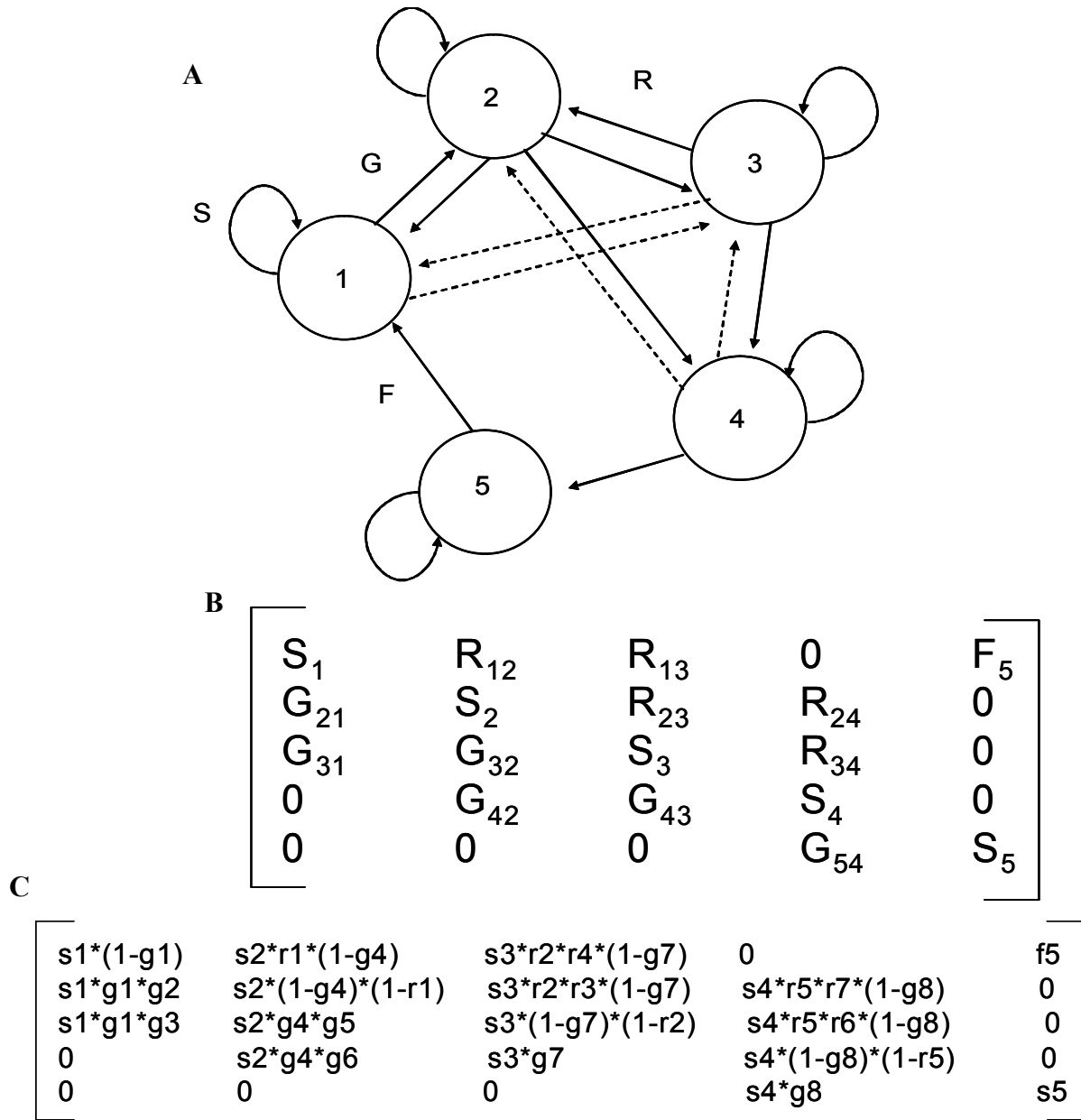


Figure 2: (A) Life-cycle graph for *Euterpe edulis*. Arrows indicate potential transitions between five stage classes, including contribution to seedling (stage class 1) via reproduction. Dashed lines indicate transitions that were rarely observed (<1%). Examples of the transitions elements from matrix A that represent fertility (F), stasis (S), regression (R), and growth (G) are included. Ontogenetic stages: 1- seedling, 2- infant, 3- juvenile, 4- immature and 5- reproductive. (B) A population projection matrix corresponding to the life-cycle in Figure 1 A. The elements of the matrix represent fecundity per reproductive individual (F_5), the probability of survival and growth from a give stage to a larger one (G_{ij}), the probability of survival and regression to smaller stages (R_{ij}), or the probability of survival and remaining in the same stage from one time interval to the next (stasis S_i). Zero entries represent

transitions that are never observed. (C) A population projection matrix corresponding to the life-cycle in Figure 1 A based on the lower levels vital rates. s_1 , seedling survival; g_1 , positive growth of seedling; g_2 , growth of seedling to infant; g_3 , growth of seedling to juvenile; s_2 , infant survival; r_1 , negative growth of infant; g_4 , positive growth of infant; g_5 , growth of infant to juvenile; g_6 , growth of infant to immature; s_3 , juvenile survival; r_2 , negative growth of juvenile; r_3 , negative growth of juvenile to infant; r_4 , negative growth of juvenile to seedling; g_7 , positive growth of juvenile; s_4 , immature survival; r_5 , negative growth of immature; r_6 , negative growth of immature to juvenile; r_7 , negative growth of immature to infant; g_8 , positive growth of immature; s_5 , survival of reproductive; f_5 , fecundity, the ratio of the number of new seedlings observed in $t + 1$ over the number of reproductive individuals in t .

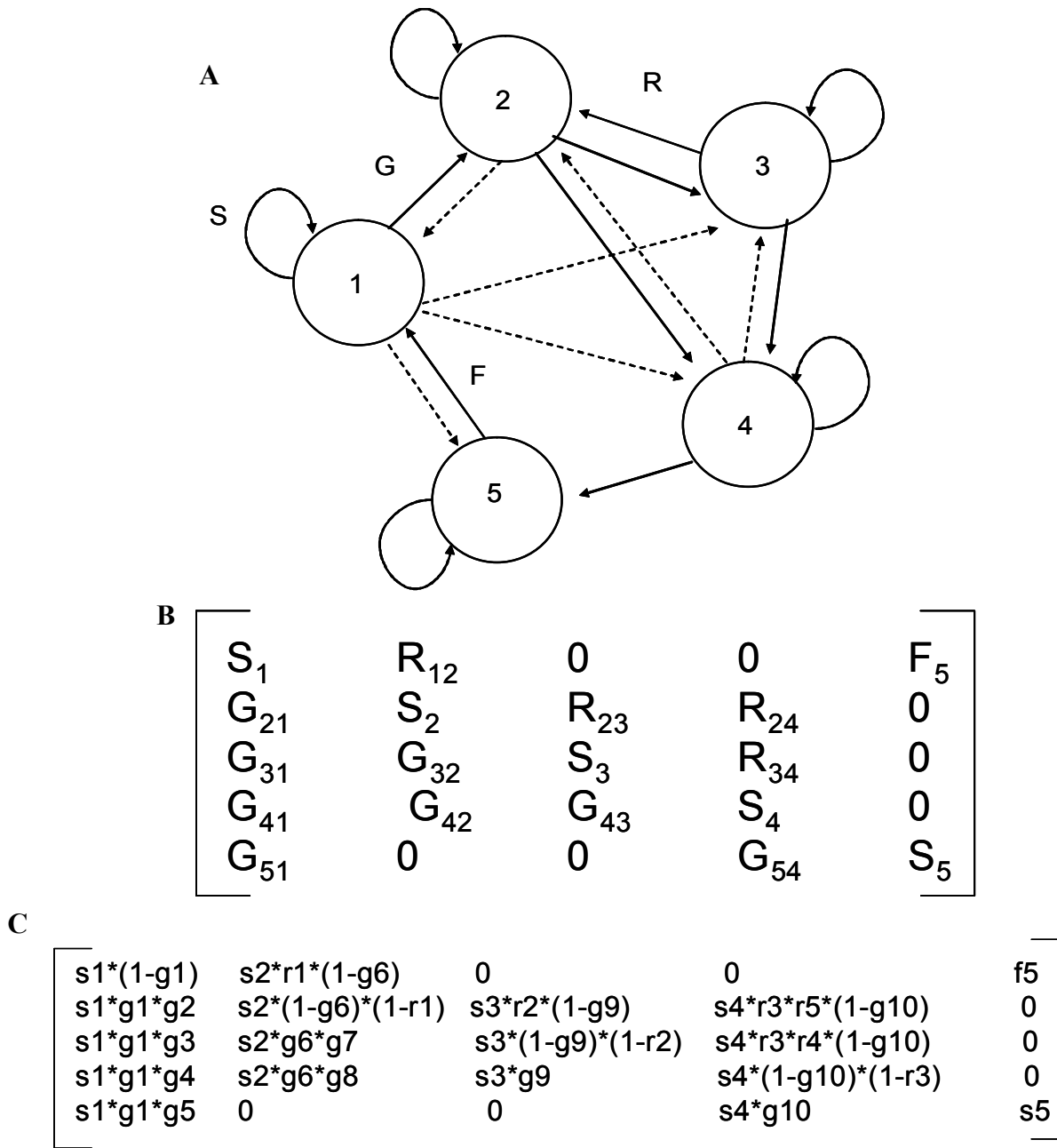


Figure 3: (A) Life-cycle graph for *Geonoma schottiana*. Arrows indicate potential transitions between five stage classes, including contribution to seedling (stage class 1) via reproduction. Dashed lines indicate transitions that were rarely observed (<1%). Examples of the transitions elements from matrix A that represent fertility (F), stasis (S), regression (R), and growth (G) are included. Ontogenetic stages: 1- seedling, 2- infant, 3- juvenile, 4- immature and 5- reproductive. (B) A population projection matrix corresponding to the life-cycle in Figure 1 A. The elements of the matrix represent fecundity per reproductive individual (F_5), the probability of survival and growth from a give stage to a larger one (G_{ij}), the probability of survival and regression to smaller stages (R_{ij}), or the probability of survival and remaining in the same stage from one time interval to the next (stasis S_i). Zero entries represent transitions that are never observed. (C) A population projection matrix corresponding to the life-cycle in Figure 1 A based on the lower levels vital rates. s1, seedling survival; g1, positive growth of seedling; g2, growth of seedling to infant; g3, growth of seedling to juvenile; g4, growth of seedling to

immature; g5, growth of seedling to reproductive; s2, infant survival; r1, negative growth of infant; g6, positive growth of infant; g7, growth of infant to juvenile; g8, growth of infant to immature; s3, juvenile survival; r2, negative growth of juvenile; g9, positive growth of juvenile; s4, immature survival; r3, negative growth of immature; r4, negative growth of immature to juvenile; r5, negative growth of immature to infant; g10, positive growth of immature; s5, survival of reproductive; f5, fecundity, the ratio of the number of new seedlings observed in $t + 1$ over the number of reproductives individuals in t .

3. Results

3.1 Asymptotic growth rate (λ)

Based on summary matrices, *A. aculeatissimum* asymptotic population growth rate was slightly above unity in the first transition year (Table 1). In the second transition year the asymptotic population growth rate was slightly below unity, but 95% confidence interval of λ included 1. *E. edulis* populations are projected to shrink at rates of 0.7 and 4.31% per year, with 95% confidence intervals for these estimates failing to exceed one in the second transition year. *G. schottiana* asymptotic population growth rate was slightly above unity in the first transition year. In the second transition year the asymptotic population growth rate was slightly below unity, but 95% confidence interval of λ included 1.

Table 1. Asymptotic growth rate (λ) and the 95% confidence intervals (95% CI) for the three species studied (*A. aculeatissimum*, *E. edulis* and *G. schottiana*) in the five forest fragments of Atlantic Rain Forest. Sampled area: 4.05 ha.

λ (95% CI)	<i>A. aculeatissimum</i>	<i>E. edulis</i>	<i>G. schottiana</i>
2005-2006	1.0093 (1.0017-1.0162)	0.9930 (0.9566 - 1.0234)	1.0043 (0.9843-1.0242)
2006-2007	0.9964 (0.9867-1.0025)	0.9569 (0.9163-0.9987)	0.9823 (0.9612-1.0040)

3.2 Lower Levels Vital Rates

A. aculeatissimum, *E. edulis* and *G. schottiana* survivorships were high for all stage classes and exceeded 85% for postseedling stages (Table 2, 3 and 4). Immatures and reproductives of *E. edulis* had lower survivorship than 85% in 2006-2007 transition year. For seedling stages, *A. aculeatissimum* had the highest seedling survivorship, 83.3 and 87.2% (2005-2006 and 2006-2007). *E. edulis* had

intermediate seedling survivorship, 73.9 and 74.7% (2005-2006 and 2006-2007). And *G. schottiana* had the lowest seedling survivorship, 28.7 and 38.3% (2005-2006 and 2006-2007).

The proportion of individuals that changed for a bigger stage after a one-year period varied widely. The high value for *A. aculeatissimum* transition was found for seedling to a bigger stage (16.73%), especially for infant stage (97.56%). The smaller value was found by infant growth (1.13%) in the first transition year and by juvenile (1.15%) in the second transition year, when all the individuals grow just one stage. For *E. edulis* stages growth, the higher values was found for infant (27.62 and 42.13%), and the majority grow to the next stage (78.48 and 90.91%). The smaller values were found for the growth of immatures to reproductives (3.23 and 2.42%), in both transition years. Seedlings of *G. schottiana* difficultly grow to a bigger stage, 6.76 and 4.87%, and the majority grows to the next stage, 87.5 and 94.29%. On the other hand, infant is the stage that had the higher growth, 25 and 29.41%, and the majority (63.75 and 64.44%) grows to the next stage. For the three palms, when an individual grow, in most of the time it grows just to the next stage.

A small proportion of the palms individuals, less than 10%, changed for a smaller stage after a one-year period. 42.02% of *A. aculeatissimum* juveniles regress to infants in the second transition year. 18.23% of *E. edulis* juveniles regress, and the majority (97.3%) regress only one stage.

3.3 Elasticities

Elasticities patterns for summary matrices from the three palm species were very similar to each other for both transition years analyzed, with the higher elasticities values for survival, especially for the later ontogenetic stages (Table 2, 3 and 4). On the other hand, lower values were found for regressions. Therefore, population growth rate was most sensitive to survival and less sensitive to regression.

The highest vital rates elasticities for *A. aculeatissimum* were for survival of reproductive, 51.9 and 90.2% (2005-2006 and 2006-2007). In the first transition year, survival of infant and juvenile contributed 24.7% and 12.2% to lambda, respectively. *E. edulis* for the first transition year had the highest vital rate elasticities for survival of reproductive (47.19%), followed by immature (21.3%) and infant survival (11.9%). In the second transition year, elasticities for immature and reproductive were very similar, 27.4 and 26.9%, respectively, followed by juvenile (20.7%) and seedling (11.8%). The *G.*

schottiana elasticities were very similar between both transitions years, with the highest elasticities representing survival of reproductive (73.4 and 57.4%) followed by immature (10.4 and 18.6%).

For the three palms studied here, the survival of reproductives was the most important lower level vital rate for λ and should be the primary targets of management efforts. Although there were others stages survival that were also contribute to lambda, especially for *E. edulis*.

Table 2. *A. aculeatissimum* lower level vital rates (LLVR) and elasticities for summary matrices. s1, seedling survival; g1, positive growth of seedling; g2, growth of seedling to infant; g3, growth of seedling to juvenile; s2, infant survival; r1, negative growth of infant; g4, positive growth of infant; s3, juvenile survival; r2, negative growth of juvenile; g5, positive growth of juvenile; g6, growth of juvenile to immature; g7, growth of juvenile to reproductive; s4, immature survival; g8, positive growth of immature; s5, survival of reproductive; f5, fecundity, the ratio of the number of new seedlings observed in $t + 1$ over the number of reproductives individuals in t .

	2005-2006		2006-2007	
	LLVR	Elasticities	LLVR	Elasticities
s1	0.8333	0.0291	0.8722	0.0087
g1	0.1673	0.0051	0.1824	0.0011
g2	0.9756	0.0084	0.9821	0.0024
g3	0.0244	0.0007	0.0179	0.0001
s2	0.9897	0.2471*	0.9670	0.0638
r1	0.0087	-0.0011	0.0079	-0.0002
g4	0.0113	0.0059	0.0182	0.0021
s3	0.9820	0.1224*	0.9938	0.0078
r2	0.0316	-0.0025	0.4202	-0.0021
g5	0.0194	0.0059	0.0115	0.0021
g6	0.9474	0.0076	1.0000	0.0022
g7	0.0526	0.0005	0	0
s4	0.9941	0.0742	0.9883	0.0154
g8	0.0893	0.0011	0.1361	0.0001
s5	0.9937	0.5191*	0.9940	0.9021*
f5	0.4340	0.0081	0.3123	0.0022

*highest elasticities.

Table 3. *E. edulis* lower level vital rates (LLVR) and elasticities for summary matrices. s1, seedling survival; g1, positive growth of seedling; g2, growth of seedling to infant; g3, growth of seedling to juvenile; s2, infant survival; r1, negative growth of infant; g4, positive growth of infant; g5, growth of infant to juvenile; g6, growth of infant to immature; s3, juvenile survival; r2, negative growth of juvenile; r3, negative growth of juvenile to infant; r4, negative growth of juvenile to seedling; g7, positive growth of juvenile; s4, immature survival; r5, negative growth of immature; r6, negative growth of immature to juvenile; r7, negative growth of immature to infant; g8, positive growth of immature; s5, survival of reproductive; f5, fecundity, the ratio of the number of new seedlings observed in $t + 1$ over the number of reproductives individuals in t .

	2005-2006		2006-2007	
	LLVR	Elasticities	LLVR	Elasticities
s1	0.7394	0.0792	0.7479	0.1180*
g1	0.1583	0.0202	0.1547	0.0258
g2	1.0000	0.0295	0.9286	0.0369
g3	0	0	0.0714	0.0031
s2	0.9408	0.1192*	0.9109	0.0916
r1	0.0420	-0.0023	0.0085	-0.0003
g4	0.2762	0.0095	0.4213	0.0049
g5	0.7848	0.0280	0.9091	0.0368
g6	0.2152	0.0118	0.0909	0.0047
s3	0.9398	0.0881	0.9227	0.2072*
r2	0.1823	-0.0018	0.0262	-0.0004
r3	0.9730	0.0110	1.0000	0.0041
r4	0.0270	0.0001	0	0
g7	0.1478	0.0069	0.1466	0.0079
s4	0.8960	0.2133*	0.8401	0.2743*
r5	0.0194	-0.0013	0.0104	-0.0006
r6	0.8333	0.0020	0.6667	0.0013
r7	0.1667	0.0003	0.3333	0.0006
g8	0.0323	0.0222	0.0242	0.0341
s5	0.9367	0.4719*	0.8333	0.2690*
f5	1.4304	0.0284	3.2857	0.0399

*highest elasticities.

Table 4. *G. schottiana* lower level vital rates (LLVR) and elasticities for summary matrices. s1, seedling survival; g1, positive growth of seedling; g2, growth of seedling to infant; g3, growth of seedling to juvenile; g4, growth of seedling to immature; g5, growth of seedling to reproductive; s2, infant survival; r1, negative growth of infant; g6, positive growth of infant; g7, growth of infant to juvenile; g8, growth of infant to immature; s3, juvenile survival; r2, negative growth of juvenile; g9, positive growth of juvenile; s4, immature survival; r3, negative growth of immature; r4, negative growth of immature to juvenile; r5, negative growth of immature to infant; g10, positive growth of immature; s5, survival of reproductive; f5, fecundity, the ratio of the number of new seedlings observed in $t + 1$ over the number of reproductives individuals in t .

	2005-2006		2006-2007	
	LLVR	Elasticities	LLVR	Elasticities
s1	0.2879	0.0373	0.3881	0.0446
g1	0.0676	0.0266	0.0487	0.0270
g2	0.8750	0.0193	0.9429	0.0256
g3	0	0	0.0286	0.0011
g4	0.0833	0.0042	0.0286	0.0012
g5	0.0417	0.0038	0	0
s2	0.8579	0.0576	0.8693	0.0785
r1	0.0187	-0.0007	0.0065	-0.0003
g6	0.2500	0.0093	0.2941	0.0095
g7	0.6375	0.0111	0.6444	0.0183
g8	0.3625	0.0102	0.3556	0.0115
s3	0.9275	0.0388	0.9733	0.0893
r2	0.0938	-0.0008	0.0685	-0.0014
g9	0.1719	0.0040	0.1781	0.0025
s4	0.9093	0.1041*	0.8952	0.1856*
r3	0.0181	-0.0006	0.0222	-0.0007
r4	0.8333	0.0008	0.7143	0.0022
r5	0.1667	0.0001	0.2857	0.0006
g10	0.1390	0.0105	0.0633	0.0172
s5	0.9683	0.7348*	0.9368	0.5742*
f5	4.5344	0.0273	5.8921	0.0278

*highest elasticities.

4. Discussion

A. aculeatissimum results suggest that populations of this palm analyzed in a landscape level were neither growing nor decreasing in size in the long run, thus indicating that it was favorable to the persistence of this palm in this landscape. This result reflects the ability of this palm to persist in the forest environment present in the fragments studied. This is the only species studied that is not

harvested and has clonal growth; more than 50% of the population are clonal (Chapter 1). These two “characteristics” may be favoring the positive population growth rates of *A. aculeatissimum*.

The populations of *E. edulis* are not sustainable in the landscape studied – we projected a value of $\lambda < 1.0$ in the second transition year (Svenning and Macía 2002, Bernal 1998). This species is extremely harvested for its palm heart in the Atlantic forest (Fantini and Guris 2007). As we can see, the harvesting of *E. edulis* palm heart in the landscape studied seems not to be sustainable. Harvesting methods that involve stem cutting strongly reduce populations as they affect a crucial vital rate - survival (Franco and Silvertown 2004) and is very difficult to be sustainable (Svenning and Macia 2002). Silva-Matos *et al.* (1999) studying *E. edulis* in a reserve of Atlantic forest protected since 1979 found a lambda value of 1.24, a growth of 24% annually, much higher than we found. It is important to note that our study was conducted in two National Biological Reserves, and even with these protected areas the *E. edulis* populations are decreasing, in a landscape level. In addition to the anthropogenic pressure for palm heart, populations we studied also suffer pressure by monkeys, which further reduce population growth rate. Capuchin monkeys (*Cebus nigritus*) predated in high rates the palm heart (predation pressure) by during the second transition year (personal observation) of immatures and reproductives in the National Biological Reserve of Poço das Antas. Taira (2007) also found an intense capuchin monkeys (*Cebus nigritus*) predation on the heart of palm of *E. edulis* in a preserved area of Atlantic Rain forest in the state of São Paulo. It was related in the literature an intense monkey predation on reproductive individuals of *Geonoma brevispatha* in an Atlantic rain forest fragment in the state of São Paulo (Souza and Martins 2006).

Likewise *E. edulis*, *G. schottiana* is harvested but in a different way. Leaves of *G. schottiana* are harvested for floral arrangements in the landscape studied. There are two methods for harvesting the leaves: cutting the stem of the plant and causing mortality, or removing only the leaves. The majority of individuals harvested of *G. schottiana* have only the leaves removed (see in Chapter 2) and the individuals are not killed. So, this harvest seems to be sustainable, as we can see for the lambdas. Defoliation studies showed that understory palms are remarkably tolerant to complete defoliation (Oyama and Mendoza 1990, Chazdon 1991). Zuidema *et al.* (2007) studying *Geonoma deversa* found that ramet survival was not changed due to defoliation when the stem is not damaged by the harvesting. This may be the case of *G. schottiana* as the population of this palm analyzed in a landscape level were neither growing nor decreasing in size in the long run. On the other hand, if the individuals are killed

during the harvesting of the leaves, it becomes an unsustainable method (Svenning and Macía 2002), like the results we found for *E. edulis* harvesting.

The variations found between years for lambdas could indicate the differential effects of environmental conditions attributable to different years. The populations studied may be influenced by the temporal order of favorable and unfavorable years, like an exceptional low rainfall during one year (Escalante *et al.* 2004, Zuidema *et al.* 2007) or other unfavorable conditions like monkey predation pressure or their combined effects (Souza and Martins 2006). Other factors like gap formation and canopy closure also may influence the demographic variability between years (Bruna and Oli 2005).

Survival estimates of *Astrocaryum mexicanum* individuals show a pattern with almost no mortality during the reproductive stages and low survivorship in early stages (Piñero *et al.* 1984). The same result was found here for the reproductive stages of *A. aculeatissimum*, survival of 99.3 and 99.4% in the two transitions year. However, seedlings (83.3 and 87.2%) and infants (98.9 and 96.7%) also showed high survival, in contrast to *A. mexicanum* results. Silva-Matos *et al.* (1999) studying *E. edulis* in a swampy area of mesophyll semideciduous Atlantic forest, found high survival of plants in the larger size classes, ranging 0.94-1. For the same species we found high survival for all ontogenetic stages, even seedling had high survival (73.9 and 74.7%). The differences found here for seedling survival between the three palms studied is directly related to the size of their fruits. The fruits of *A. aculeatissimum* has 3 to 5 cm in length, *E. edulis* 1 to 3 cm and *G. schottiana* <1 cm (Pires 2006).

The utility of prospective analyses, using sensitivity or elasticity, in conservation biology is clear (Caswell 2000) but has its limitations (de Kroon *et al.* 2000). If you change a vital rate with a high elasticity by a given proportion, then you could change λ more than if you make the same proportional change in any rate with lower elasticity. Thus prospective analysis indicates the most effective potential targets for management interventions, if the goal of such interventions is to change λ . Elasticity analysis is a prospective technique, as it looks forward by answering the question: “What would happen if a certain vital rate would be changed?” (Zuidema *et al.* 2007). Since we analyzed the lower levels vital rates, we found that the highest elasticities are for survival, including the survival without growing, the survival and growth and the survival and regress for a smaller stage. In other words, survival for the three palms individuals is the lower level vital rate that most impact their asymptotic growth rate. The same result was found for *Geonoma deversa*, a palm that has its leaf harvested

(Zuidema *et al.* 2007) and for *Scaphium borneense*, a canopy tree species (Sterculiaceae) (Yamada *et al.* 2007). For long-lived, slow growing organisms, like woody tree species, the matrix elements with the highest elasticities are typically those that represent survival of individuals in the larger or older classes (Silvertown *et al.* 1993, 1996). Elasticity analyses of vital rates for 102 species of perennial plants showed that plants that live longer, reproduce at a later age, and have longer generation times have higher survival elasticities (Franco and Silvertown 2004). The three palms studied here fit this classification. de Kroon *et al.* (2000) argued that for management towards an increase of the growth rate of the population such high elasticities, of survival of individuals in the larger or older classes, are not particularly informative, because little incremental change reproductive tree survival is possible. However, we could easily enhance immatures and reproductives survival of *E. edulis*, and consequently the growth rate of the populations, by protecting them from capuchin monkeys and human harvesting.

Implications for plant populations in fragmented Atlantic Rain Forest

For long lived plant species, the more important vital rate is the survival of the larger ontogenetic stages (Franco and Silvertown 2004). However, it is a very difficult vital rate to manage (de Kroon *et al.* 2000). Therefore, if you are trying to enhance a population growth rate that has its older individuals killed by some reason, the best way to achieve your objective is to protect these individuals. Our results support the conclusion that maintain high levels of survivorship of the older individuals in a population may be a suitable target for plant conservation strategies for these species that are having problems in its populations growth rate.

On the other hand, even in a highly fragmented and impacted forest like the Atlantic Rain forest, some non-pioneer plant species could have stable populations. It could be because of its natural history and strategies, like asexual reproduction. Or, for these species that are harvested, it could be because its method of harvesting is not very intense or do not cause the death of individuals in the population.

Therefore, even in a highly fragmented landscape, small fragments can, together with bigger fragments, maintain sustainable populations of non-pioneer species and so maintain biodiversity.

5. References

- Bernal, R. 1998. Demography of the vegetable ivory palm *Phytelephas seemanii* in Colômbia, and the impact of seed harvesting. *Journal of Applied Ecology* 35: 64-74.
- Bruna, E.M. 2003. Are populations in fragmented habitats recruitment limited? Tests with an Amazonian herb. *Ecology* 84: 932-947.
- Bruna, E.M. and Oli, M.K. 2005. Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: life-table response experiments. *Ecology* 86: 1816-1824.
- Carvalho, F.A. 2005. Efeitos da fragmentação florestal na florística e estrutura da Mata Atlântica submontana de região de Imbaú, município de Silva Jardim, RJ. MS. Dissertation, University of North Fluminense.
- Caswell, H. 2000. Prospective and retrospective perturbation analysis: their roles in conservation biology. *Ecology* 81: 619-627.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models. Sinauer Associates, Inc. Publishers Sunderland, Massachusetts.
- Chazdon, R.L. 1991. Effects leaf and ramet removal on growth and reproduction of *Geonoma congesta*, a clonal understory palm. *Journal of Ecology* 79: 1137-1146.
- de Kroon, H., Groenendael, J.V. and Ehrlén, J. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607-618.
- Escalante, S., Montaña, C., Orellana, R. 2004. Demography and potential extractive use of the liana palm, *Desmoncus orthacanthos* Martius (Arecaceae), in southern Quintana Roo, Mexico. *Forest Ecology and Management* 187: 3-18.
- Franco, M. and Silvertown, J. 2004. A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology* 85: 531-538.

- Freckleton, R.P., Silva-Matos, D.M., Bovi, M.L.A. and Watkinson, A.R. 2003. Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *Journal of Applied Ecology* 40: 846-858.
- Fréville, H., Colas, B., Riba, M. Caswell, H., Mignot, A., Imbert, E. and Olivieri, I. 2004. Spatial and temporal demographic variability in the endemic plant species *Centaurea corymbosa* (Asteraceae). *Ecology* 85: 694-703.
- Gaiotto, F.A., Grattapaglia, D., Vencovsky, R. 2003. Genetic structure, mating system and long distance gene flow in *Euterpe edulis* Mart.. *Journal of Heredity* 94: 399-406.
- Galetti, M. and Aleixo, A. 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *Journal of Applied Ecology* 35: 286-293.
- Henderson, A., Galeano, G. and Bernal, R., 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Kalish, S. and McPeck, M.A. 1992. Demography of an age-structured annual: resampled projection matrices, elasticity analyses, and seed bank effects. *Ecology* 73: 1082-1093.
- Lorenzi, H., Souza, H.M., Medeiros-Costa, J.T., Cerqueira, L.S.C. and Ferreira, E. 2004. Palmeiras brasileiras e exóticas cultivadas. Nova Odessa, SP : Editora Plantarum.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. and Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Morris, W.F. and Doak, D.F. 2002. Quantitative Conservation Biology: theory and practice of population viability analysis. Sinauer Associates Inc., USA.
- Morris, W.F. and Doak, D.F. 2004. Buffering of life histories against environmental stochasticity: accounting for a spurious correlation between the variabilities of vital rates and their contribution to fitness. *The American Naturalist* 163: 579-590.

- Morris, W.F. and Doak, D.F. 2005. How general are the determinants of the stochastic population growth rate across nearby sites? *Ecological Monographs* 75:119–137
- Oyama, K. and Mendoza, A. 1990. Effects of defoliation on growth, reproduction, and survival of a neotropical dioecious palm, *Chamaedora tepejilote*. *Biotropica* 22: 119-123.
- Piñero, D., Martinez-Ramos, M., Sarukhán, J. 1984. A population model of *Atrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-991.
- Pires, A.S. 2006. Perda da diversidade de palmeiras em fragmentos de Mata Atlântica: padrões e processos. Tese de Doutorado apresentada à Universidade Estadual Paulista (Rio Claro), Instituto de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.
- Ranta, P., Blom, T., Niemelä, J., Elina, J. and Sitonem, M. 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 7: 385-403.
- Silva-Matos, D.M., Freckleton, R.P. and Watkinson, A.R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80: 2635-2650.
- Silva-Matos, D.M. and Watkinson, A.R. 1998. The fecundity, seed and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in south-eastern Brazil. *Biotropica* 30: 595-603.
- Silvertown, J., Franco, M and Menges, E. 1996. Interpretation of Elasticity Matrices as an aid to the Management of Plant Populations for Conservation. *Conservation Biology* 10: 591-597.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., Mendoze, A. 1993. Comparative demography: relative importance of life cycle components to the finite rate of increase in Woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- Souza, A.F. and Martins, F.R. 2004. Population structure and dynamics of a neotropical palm in fire-impacted fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation* 13: 1611-1632.
- Souza, A.F. and Martins, F.R. 2006. Demography of the clonal palm *Geonoma brevispatha* in a Neotropical swamp forest. *Austral Ecology* 31: 869-881.

- SOS Mata Atlântica. 2008. Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica - Período de 2000-2005. São Paulo.
- Svenning, J.C. and Macia, M.J. 2002. Harvesting of *Geonoma macrostachys* Mart. leaves for thatch: an exploration of sustainability. *Forest Ecology and Management* 167: 251-262.
- Taira, J.T. 2007. Consumo de palmito Juçara (*Euterpe edulis* Mart.) por macacos-prego (*Cebus nigratus*): estratégia de forrageamento ótimo ou requinte de um gourmet? Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. In: Soule, M.E., ed. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. New York: Sinauer, 1986. p: 330-344.
- Yamada, T., Zuidema, P.A., Itoh, A., Yamakura, T., Ohkubo, T., Kanzaki, M., Tan, S., Ashton, P.S. 2007. Strong habitat preference of a tropical rain forest tree does not imply large differences in population dynamics across habitats. *Journal of Ecology* 95: 332-342.
- Zuidema, P.A. 2000. Demography of exploited tree species in the Bolivian Amazon. Dissertation. Utrecht University, Utrecht, The Netherlands.
- Zuidema, P.A., Kroon, H., Werger, M.J.A. 2007. Testing sustainability by prospective and retrospective demographic analyses: evaluation for palm leaf harvest. *Ecological Applications* 17: 118-128.

CAPÍTULO 4

Unexpected impacts of monkeys on the population dynamics of palms in protected areas

Resumo – A destruição e a fragmentação de ecossistemas florestais são algumas das causas mais impactantes a ambientes naturais, principalmente afetando as florestas em regiões tropicais. Em uma floresta altamente impactada, comparamos a dinâmica de *Euterpe edulis* Mart. em um fragmento grande sem exploração da espécie com a de três fragmentos pequenos com exploração. Indivíduos da palmeira foram amostrados em nove parcelas de 30 x 30 m em cada fragmento do ano de 2005 a 2007. Cada indivíduo foi classificado como plântula, infante, jovem, imaturo ou reprodutivo. Matrizes agregadas foram construídas para os dados dos três fragmentos pequenos para comparar as transições anuais com a população do fragmento grande. Comparamos a dinâmica populacional (λ e elasticidade) entre os fragmentos, e quantificamos a contribuição de cada taxa vital básica para a diferença observada entre os λ s dos fragmentos através de LTRE. Baseado na matriz do fragmento grande, a população de *E. edulis* irá decrescer a uma taxa de 4,54 a 12,6 % por ano. Baseado nas matrizes agregadas dos fragmentos pequenos, a população do *E. edulis* irá crescer numa taxa de 3,44 a 9,43% por ano. A sobrevivência de *E. edulis* foi maior do que 85% para todas as classes pós-plântulas. Na transição de 2006-2007 ano no fragmento grande, a sobrevivência de imaturos e reprodutivos foi menor do que 85 %. *E. edulis* também teve uma alta sobrevivência de plântulas (de 68,42% a 83,49%). A elasticidade para as populações foi muito similar para os dois intervalos anuais, com os maiores valores de elasticidade para a sobrevivência das classes mais desenvolvidas. A análise de LTRE revelou que o maior λ encontrado para os menores fragmentos foi principalmente devido a maior sobrevivência dos indivíduos imaturos e reprodutivos. A sobrevivência das plântulas e o crescimento dos imaturos também contribuíram para o maior λ nesses fragmentos, mas somente para o segundo ano. De maneira geral, a contribuição das transições de regressão para o λ foi positiva. A fecundidade também contribuiu para o aumento do λ nos fragmentos. Porém, o crescimento das plântulas contribuiu de maneira negativa para o λ nos fragmentos pequenos. De maneira geral, sobrevivência e fecundidade contribuíram de maneira positiva para $\Delta \lambda$, e o crescimento teve uma contribuição negativa para o $\Delta \lambda$. A predação dos macacos pregos em indivíduos das classes de imaturos e reprodutivos e o efeito dependente de densidade no crescimento e sobrevivência de *E. edulis* parecem ser as principais causas das diferenças encontradas entre o fragmento grande e os pequenos.

Abstract - Deforestation and fragmentation of natural ecosystems are some of the most pervasive global environmental changes, particularly affecting old-growth forest in tropical regions. In a highly impacted tropical forest, we compared the population dynamic of *Euterpe edulis* Mart. in a bigger fragment that is protected for harvesting to that in three smaller fragments where harvesting has occurred. Palms were censused in nine 30 x 30 m plots in each forest fragments. We tracked the survival of palms from year 2005 through the year 2007, and recorded all new individuals encountered. Each individual was assigned to one of the five class stages: seedling, infant, juvenile, immature and reproductive. Summary matrices were constructed for the three smaller fragments to compare to the matrix of the bigger fragment for each transition years. We compared the dynamic (λ and elasticities) between the fragments, and to quantify the contribution of each lower level vital rate to the observed differences in λ between the fragments, we used a fixed-design LTRE. Based on the matrix of the

bigger fragment, *E. edulis* populations are projected to shrink at rates of 4.54 to 12.6 % per year. On the other hand, based on summary matrices made by pooling the three smaller fragments together, *E. edulis* populations are projected to growth at rates of 3.44 to 9.43% per year. *E. edulis* survival was higher than 85% for all stage classes in the fragments. In the bigger fragment in the second transition year, the survival of immatures and reproductives were lower than 85%. *E. edulis* had also high seedling survivorship (from 68.42% to 83.49%). Elasticities patterns for matrices from the populations were very similar to each other for both transition years analyzed, with the higher elasticities values for survival for the later stages classes. Our LTRE analysis revealed that the generally upper λ in the smaller fragments was due primarily to great survival of immatures and reproductives in both transitions years. Survival of seedling and growth of immatures also contributed to the upper λ in the smaller fragments, but only in the second transition year. Overall, LTRE contributions of regression were positive for most stages. The fecundity also contributed for the great λ in the smaller fragments. On the other hand, seedling growth contributed in a negative way to the λ of the fragments. On average, survival and fecundity made the largest positive total contribution to $\Delta \lambda$, and growth made a negative contribution to $\Delta \lambda$. We found that the capuchin monkey pressure on the later classes killing a great number of immatures and the density dependence effects in the growth and survival of *E. edulis* may be causing the differences between the bigger fragment and the three smaller fragments.

1. Introduction

Deforestation and the fragmentation of ecosystems are globally-pervasive environmental changes, particularly affecting old-growth forest in tropical regions (Myers *et al.* 2000). One of the tropical forests facing fast-paced destruction is the Atlantic Rain forest of Brazil. This ecosystem, which once stretched about 4000 km along the coast of Brazil, originally covered more than 1 million km² and has among the highest recorded levels of endemism (Myers *et al.* 2000). For instance, 10 genera and about 45 species of palms occur in the Atlantic forest, most of them endemic to this ecosystem (Henderson *et al.* 1995). Today, less than 8% of the Atlantic forest remains (SOS Mata Atlântica 2008) and most of the fragments left are less than 100 hectares in size (Ranta *et al.* 1998).

Some of the most commonly observed consequences of fragmentation are changes in population size, with some plant species increasing in abundance (Scariot 2001) while others suffer precipitous declines (Turner & Corlett 1996, Young *et al.* 1996). Other important changes caused by fragmentation are in plant-plant, plant-animal and plant-pathogen interactions (Hobbs 1993, Aizen & Feinsinger 1994, Malo *et al.* 2001, Bruna *et al.* 2005, Galetti *et al.* 2006). Surprisingly, little is known regarding the demographic mechanisms responsible for these changes (Bruna 2003) and their impacts

on populations. In addition, little is known regarding how the effects of forest fragmentation interact with other forms of population alteration, such as the harvesting of non-timber products.

Palms are considered a “keystone” family in the Neotropics, acting as the main food source for most animals in periods of fruit scarcity (Terborgh 1986). Therefore, to understand how their dynamics in fragmented landscapes and propose management interventions to recover population is very important for the entire community. We compared the dynamics of a single-stem palm species (*Euterpe edulis*) in a large Atlantic forest fragment protected from harvesting with the dynamics in three smaller fragments where *E. edulis* stems are harvested. Specifically, we used a stage-classified matrix population model to address the following questions: (1) What are the projected values of λ for *Euterpe edulis* populations in each habitat (on large fragment vs. three smaller ones) in each year? (2) What is the contribution of different vital rates to the differences in projected λ between habitat types? (3) Is there interannual variation in the contribution of different stage classes to differences in projected λ ?

2. Methods

2.1 Study site

The study was carried out in four fragments of Atlantic forest - one reserve (the National Biological Reserve of Poço das Antas) and three private fragments (Santa Helena, Estreito and Afetiva-Jorge). They are located in the municipality of Silva Jardim and Casimiro de Abreu, state of Rio de Janeiro, southeastern Brazil. These municipalities still have 33% (31,466ha) and 30% (14,031ha) forest cover, respectively (SOS Mata Atlântica 2008). These fragments were part of a forest continuum until a century ago (Carvalho 2005), when the fragmentation process began following the implementation of agriculture, especially coffee production.

The National Biological Reserve of Poço das Antas covers approximately 3,500 ha, and the private fragment Santa Helena covers approximately 57 ha, Estreito approximately 21 ha and Afetiva-Jorge 19 ha of lowland Atlantic Rain forest (‘floresta pluvial baixo montana’, according to Rizzini 1979). Details on the vegetation structure of the fragments can be found in Carvalho (2005). The reserve and the three fragments are surrounded by pasture, agricultural fields and secondary forest. The

climate is classified as Walter and Lieth's Equatorial type (Walter 1971), with mean annual rainfall of ca. 2,100 mm (1987 – 1997 data, Souza & Martins 2004). There is no distinct dry season and, despite large variation between years, a drier period occurs normally from May to August.

2.2 *Study species*

Euterpe edulis Mart. (palmito Juçara) is a monoecious, solitary, shade-tolerant and slow-growing palm. It is a subcanopy palm, but can reach 20 m in height and 10 - 15 cm in diameter. It occurs in forests primarily along the Atlantic coast of Brazil, reaching inland at least to Brasília and just reaching Argentina and Paraguay (Henderson *et al.* 1995). It occupied the crests or slopes of hills and flooded sites up to 1,000 m elevation (Henderson *et al.* 1995, Silva-Matos & Watkinson 1998). This species is harvested for its palm heart and it is one of the most abundant and valuable non-timber forest products in the Atlantic forest (Fantini & Guris 2007). Intensive harvesting has led to the decline of the palm over much of the region, many of the surviving populations are small and fragmented (Silva-Matos *et al.* 1999, Galetti & Aleixo 1998). The heart of the palm, or *palmito*, corresponds to the apical meristem of the plant, together with the developing new leaves, and is harvested by cutting stems (Silva-Matos *et al.* 1999). *Euterpe edulis* has a single apical meristem, and removal of the heart of palm results in the death of the plant. The palm must be 8 years old before it is large enough to be harvested (Gaiotto *et al.* 2003). In order for a population to persist there must be a minimum of 50-60 reproductive individual/ha (Freckleton *et al.* 2003).

Based on morphological and morphometric analysis, we distinguished five stages classes (details in Chapter 1): (1) Seedling; individuals with palmate leaves. (2) Infant, individuals with completely segmented leaves, but palmate ones can still be present. (3) Juvenile; individuals with only completely segmented leaf blades and maximum diameter of 52 mm but stemless. (4) Immature, individuals with completely segmented leaf blades, apparent stem with diameter bigger than 52 mm but no signals of reproductive event. (5) Reproductive; individuals recognized by the production of flowers and fruits.

2.3 *Demographic plots and annual censuses*

Palms were censused in nine 30 x 30 m plots in each fragment, distributed systematically in 3 blocks. Each block had 3 plots that were distanced for 50 m and each block was distanced for 100m. A

total of 0.81 ha was censused in each fragment. One block was established in the middle of each fragment and the other two blocks were established on opposite sides of the first block. In the National Biological Reserve we used a previously-established trail close to the center of the fragment; all other methods were the same. All individuals of the palm species were tagged with a numbered aluminum label between June and September 2005. The survivals of the plants were subsequently monitored between June and September of 2006 and 2007. All new plants were also tagged. Each individual was assigned to one of the five above-mentioned class stages. The density of *E. edulis* varied along the four studied fragments (Table 1). During June-September of 2007 the number of explored *E. edulis* individuals was counted inside the plots (Table 1).

Table 1: Density (number of individuals/hectare) of *Euterpe edulis* in the four fragments in the three years (2005, 2006 and 2007) and the number of *E. edulis* harvested in 2007.

fragment	Density (individuals/ha)			<i>Euterpe edulis</i> harvested (individuals /0,81ha)
	2005	2006	2007	2007*
1 (3,500ha)	1060.5	955.6	906.2	0
3 (57ha)	192.6	171.6	166.7	8
4 (21ha)	33.3	119.8	335.8	0**
5 (19ha)	111.1	103.7	122.2	21

* We counted the number of *E. edulis* harvested in 2007, but these individuals were harvested before the beginning of the study.

** In fragment 4 we did not find individuals harvested in the plots, but we did observe harvested individuals outside of the plots.

2.4 Matrix construction

The life cycle graph of stage class-structured life histories for *Euterpe edulis* is graphically represented (Figure 1A) and summarized in Lefkovitch matrix, a stage-based matrix model with five stages (Figure 1B). The construction of Lefkovitch matrices and their analysis is described in detail elsewhere (Caswell 2001). Two matrices were constructed using data from all plots of the biggest fragment for each transition year (2005-2006, 2006-2007, Figure 1B). And two summary matrices were constructed by pooling data from all plots of all private fragments, then estimating the transition probabilities and fecundity using pooled data (Horvitz & Schemske 1995) for each transition years

(2005-2006, 2006-2007). A summary matrix is the best means of synthesizing the demography of multiple populations, as opposed to a matrix composed of the average of multiple projection matrices, because it accounts for the disproportionate weight that low plant numbers in some size classes in some locations can give to transition probabilities (Horvitz & Schemske 1995, Bruna 2003). In this case, using pooled matrices provided an advantage because it allowed the calculation of many vital rates not observed in populations in the individual smaller fragments.

The elements of the matrix represent stage-specific transition probabilities or fertility rates and are built from underlying vital rates (Caswell 2001). This matrix allows the quantitative demographic data describing the population life cycle with stage structure to be represented in a standard format (Silvertown *et al.* 1993). From one year to the next, plants can grow into next ontogenetic stage (G), remain at the same stage (S), shrink into smaller stage (R), or die; these are the upper-level vital rates (matrix elements). Each of these rates are a product of lower level vital rates (or underlying vital rates), which represent more concrete biological processes in the life of each individual. To estimate these matrix elements, we calculated first the underlying vital rates (Figure 1C).

The underlying vital rates are: $s_j(t)$ is the probability that an individual in ontogenetic stage j survives from year t to year $t+1$, $g_j(t)$ is the probability that a surviving individual in stage j in year t grows into stage $j + 1$ in year $t + 1$, $r_j(t)$ is the probability that a surviving individual in stage j in year t regress to a smaller stage, and the fecundity (f_5) is the ratio of the number of new seedlings observed in $t + 1$ over the number of reproductives individuals in t . Each matrix element is defined in terms of the lower levels vital rates (Figure 1C). More details of how to calculate the underlying vital rates can be find elsewhere (Morris & Doak 2002, Morris & Doak 2005).

2.5 Matrix population model

The *E. edulis* matrices were analyzed using deterministic models (Caswell 2001). Each matrix was used to calculate the asymptotic population growth rate (λ), as well as the elasticities of λ to different demographic lower level vital rates (Caswell 2001). Here, we focused our analysis on the demographic factors that underlie differences in projected population's growth rate (λ) throughout the landscape. We assessed whether estimates of λ for each species were significantly different from 1.0 by comparing the bias-corrected 95% confidence intervals, which we estimated by bootstrapping (Kalisz & McPeck 1992). The raw data (individuals) were resampled 2000 times to obtain 2000 transitions

matrices and calculate the corresponding 95% CI of λ (Caswell 2001, Bruna & Oli 2005). Unlike the elasticities of matrix elements, the elasticities of the underlying vital rates effectively separate the independent influence of the demographic processes on population growth (Franco & Silvertown 2004). Therefore, the vital rate elasticities are preferred because they strictly correspond to the fundamental demographic processes that matrix element elasticities only approximate (Franco & Silvertown 2004). Note, however, that unlike matrix elements elasticities, vital rates elasticities do not sum to 1.

Environmental and demographic variability are not included in this model, so the deterministic growth rate (λ) represents a measurement of the fitness of the population (Caswell 2001). If $\lambda > 1$ the population analyzed is growing and if $\lambda < 1$ the population is not well-adjusted and is decreasing in size. All matrix analyses were carried out in MATLAB (MathWorks, Natick, Massachusetts, USA).

2.6 LTRE analysis

To quantify the contribution of each lower level vital rate to the observed differences in λ between the bigger fragment and the three smaller fragments, we used a fixed-design Life Table Response Experiment (LTRE, Caswell 1996, 2001). In this analysis, we used the bigger fragment matrix as “control” and the summary matrix of the three fragments as the “treatment”. The construction of LTRE and their analysis is described in detail elsewhere (Caswell 1996, 2001). We conducted two LTRE comparisons: the bigger fragment vs. the three smaller fragments, for the two transitions years.

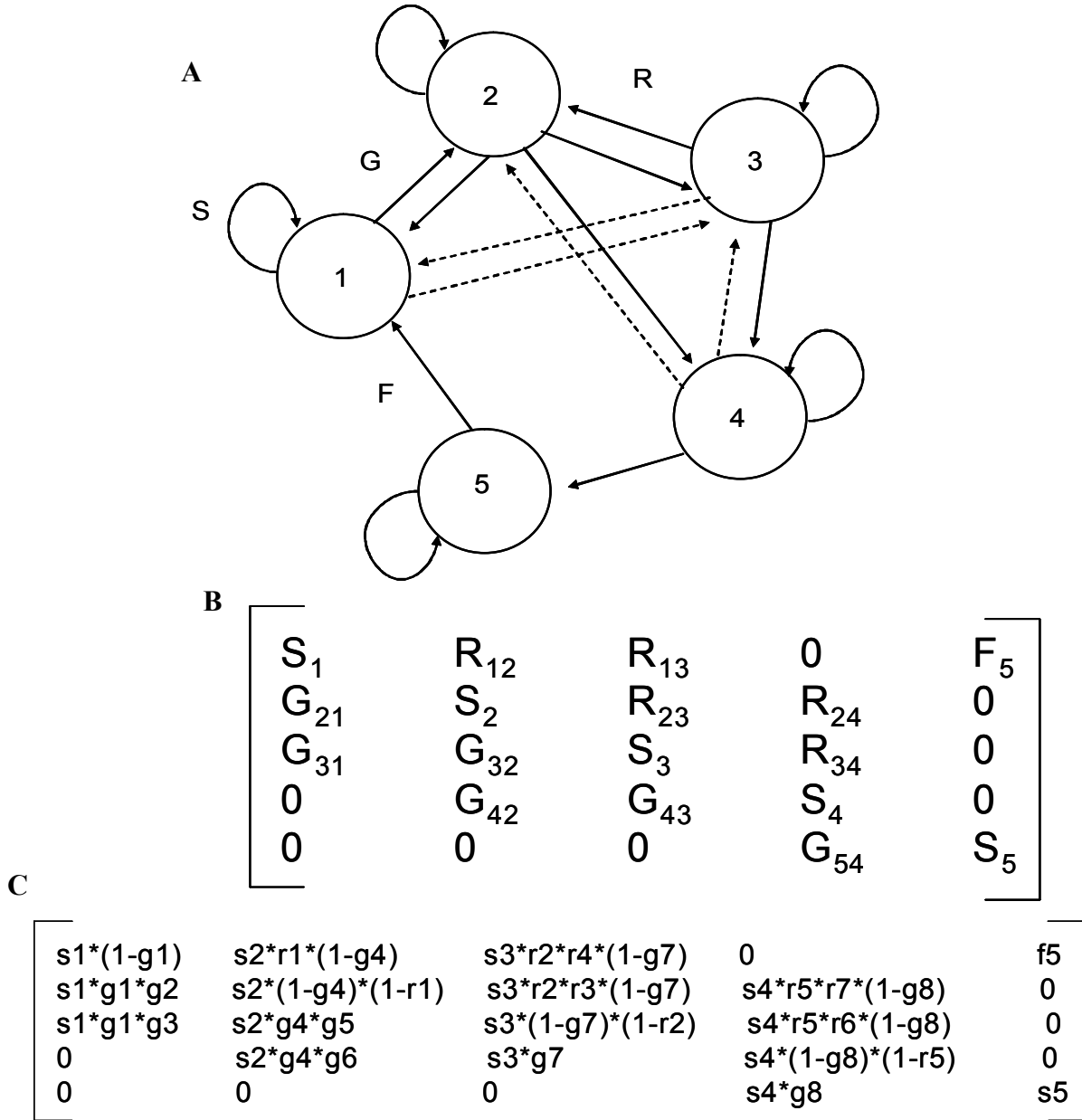


Figure 1: (A) Life-cycle graph for *Euterpe edulis*. Arrows indicate potential transitions between five stage classes, including contribution to seedling (stage class 1) via reproduction. Dashed lines indicate transitions that were rarely observed (<1%). Examples of the transitions elements from matrix A that represent fertility (F), stasis (S), regression (R), and growth (G) are included. Ontogenetic stages: 1- seedling, 2- infant, 3- juvenile, 4- immature and 5- reproductive. (B) A population projection matrix corresponding to the life-cycle in Figure 1 A. The elements of the matrix represent fecundity per reproductive individual (F_5), the probability of survival and growth from a give stage to a larger one (G_{ij}), the probability of survival and regression to smaller stages (R_{ij}), or the probability of survival and remaining in the same stage from one time interval to the next (stasis S_i). Zero entries represent transitions that are never observed. (C) A population projection matrix corresponding to the life-cycle

in Figure 1 A based on the lower levels vital rates. s1, seedling survival; g1, positive growth of seedling; g2, growth of seedling to infant; g3, growth of seedling to juvenile; s2, infant survival; r1, negative growth of infant; g4, positive growth of infant; g5, growth of infant to juvenile; g6, growth of infant to immature; s3, juvenile survival; r2, negative growth of juvenile; r3, negative growth of juvenile to infant; r4, negative growth of juvenile to seedling; g7, positive growth of juvenile; s4, immature survival; r5, negative growth of immature; r6, negative growth of immature to juvenile; r7, negative growth of immature to infant; g8, positive growth of immature; s5, survival of reproductive; f5, fecundity, the ratio of the number of new seedlings observed in $t + 1$ over the number of reproductives individuals in t . Zero entries represent transitions that are never observed.

3. Results

3.1 Asymptotic growth rate (λ)

In the largest fragment, the projection indicates that *E. edulis* populations shrink at rates of 4.54 and 12.6 % per year, with 95% confidence intervals for these estimates failing to exceed one (Table 2). In contrast, in the three smaller fragments the projection indicates that populations are projected to growth at rates 3.44 and 9.43 % per year.

Table 2. Asymptotic growth rate (λ) for *E. edulis* in the four forest fragments of Atlantic Rain Forest. Sampled area in each fragment = 0.81 ha.

Fragments populations	2005-2006 λ (95% CI)	2006-2007 λ (95% CI)
3.500ha	0.9546 (0.9101-0.9959)	0.8740 (0.8162-0.9256)
57ha+21ha+19ha	1.0344 (0.9900-1.1134)	1.0943 (1.0275-1.1774)

3.2 Lower Levels Vital Rates

Euterpe edulis survivorship was high for all stage classes and exceeded 85% for postseedling stages in the smaller fragments and in the bigger fragment in the first transition year (Table 3). In the bigger fragment in the second transition year, the survival of immatures and reproductives were lower than 85%. It was 76.96% and 80%, respectively. It was mainly due to a high consumption of its palm heart by capuchin monkeys (*Cebus nigritus*) during this transition year. We recorded in the first transition year 11 immatures individuals killed by capuchin monkeys in a total of 34 deaths (n=214). In

the second transition year, we recorded 1 infant in a total of 22 deaths ($n=222$), 26 immature in a total of 50 deaths (215 in total) and 1 reproductive in a total of 14 deaths (70 in total) by capuchin monkeys. For seedling stages, *E. edulis* had also high seedling survivorship, ranging from 68.42% in the first transition year in the smaller fragment to 83.49% in the second transition year also in the smaller fragments.

The proportion of individuals that changed to a bigger stage after a one-year period varied widely. For *E. edulis* stages growth, the higher values were found for infant (45.83 and 41.15%) in the second transition year for the smaller fragments and the bigger fragment, respectively. The majority growth was only to the next stage (90.91 and 90.70%). The smaller values were found for the growth of immatures to reproductives (smaller fragments: 2.48 and 3.33%; bigger fragment: 3.74 and 1.8%), in both transition years; and of seedlings to infants in the smaller fragments in both transition years (3.85 and 3.30%). For *E. edulis*, when an individual grows, in most of the time it grows just to the next stage.

A small proportion of the palms individuals, less than 10%, changed to a smaller stage after an one-year period. A total of 23.24 % of *E. edulis* juveniles regressed in the bigger fragment, and the majority of them (96.97%) regressed only one stage.

3.3 Elasticities

Elasticities patterns for matrices from the populations were very similar to each other for both transition years analyzed. The higher elasticities values were for survival, especially for the later stages classes (Table 3). On the other hand, lower values were found for regressions - population growth rate was most sensitive to survival and less sensitive to regression.

The highest vital rates elasticities for *E. edulis* in the bigger fragment was for survival of reproductive, 62.33 and 32.06 % (2005-2006 and 2006-2007). In the first transition year, survival of infant and immature contributed 10.4 % and 12.63% to lambda, respectively. In the second transition year, survival of juvenile and immature contributed 25.65 % and 22.94 % to lambda, respectively. In the smaller fragments, the highest vital rates elasticities was also for survival of reproductive, 49.33 and 36.29 % (2005-2006 and 2006-2007). In the first transition year, survival immature contributed 28.72 % to lambda. In the second transition year, survival of seedling, juvenile and immature contributed 14.58 %, 12.85 % and 25.16 % to lambda, respectively.

For the populations studied here, the survival of reproductives was the most important lower level vital rate for λ and should be the primary target of management efforts. Although there were others stages survival that were also contribute to lambda.

Table 3. *E. edulis* lower level vital rates (LLVR) and elasticities for matrices of population from the National Biological Reserve of Poço das Antas (A) and for the summary matrices from the private fragment Santa Helena, Estreito and Afetiva-Jorge (B) of lowland Atlantic Rain forest. s1, seedling survival; g1, positive growth of seedling; g2, growth of seedling to infant; g3, growth of seedling to juvenile; s2, infant survival; r1, negative growth of infant; g4, positive growth of infant; g5, growth of infant to juvenile; g6, growth of infant to immature; s3, juvenile survival; r2, negative growth of juvenile; r3, negative growth of juvenile to infant; r4, negative growth of juvenile to seedling; g7, positive growth of juvenile; s4, immature survival; r5, negative growth of immature; r6, negative growth of immature to juvenile; r7, negative growth of immature to infant; g8, positive growth of immature; s5, survival of reproductive; f5, fecundity, the ratio of the number of new seedlings observed in $t + 1$ over the number of reproductives individuals in t .

	2005-2006		2006-2007	
	LLVR	Elasticities	LLVR	Elasticities
s1	0.7517	0.0557	0.6911	0.0678
g1	0.1927	0.0118	0.2941	0.0142
g2	1.0000	0.0203	0.9200	0.0277
g3	0	0	0.0800	0.0023
s2	0.9446	0.1040*	0.9048	0.0961
r1	0.0391	-0.0017	0.0096	-0.0003
g4	0.2852	0.0034	0.4115	-0.0029
g5	0.7808	0.0243	0.9070	0.0352
g6	0.2192	0.0078	0.0930	0.0026
s3	0.9467	0.0718	0.9122	0.2565*
r2	0.2324	-0.0010	0.0370	0.0005
r3	0.9697	0.0125	1.0000	0.0088
r4	0.0303	0.0002	0	0
g7	0.1690	0.0018	0.1630	-0.0118
s4	0.8462	0.1263*	0.7696	0.2294*
r5	0.0267	-0.0004	0.0180	0.0014
r6	0.8000	0.0020	0.6667	0.0032
r7	0.2000	0.0005	0.3333	0.0017
g8	0.0374	0.0147	0.0180	0.0260
s5	0.9265	0.6233*	0.8000	0.3206*
f5	0.3676	0.0189	0.8000	0.0296

B

	2005-2006		2006-2007	
	LLVR	Elasticities	LLVR	Elasticities
s1	0.6842	0.0611	0.8349	0.1458*
g1	0.0385	0.0207	0.0330	0.0346
g2	1.0000	0.0222	1.0000	0.0382
g3	0	0	0	0
s2	0.8966	0.0750	0.9600	0.0729
r1	0.0385	-0.0019	0	0
g4	0.1923	0.0123	0.4583	0.0089
g5	0.8000	0.0153	0.9091	0.0310
g6	0.2000	0.0091	0.0909	0.0072
s3	0.9180	0.0613	0.9434	0.1285*
r2	0.0714	-0.0012	0	0
r3	1.0000	0.0021	0	0
r4	0	0	0	0
g7	0.1071	0.0082	0.1200	0.0177
s4	0.9837	0.2872*	0.9600	0.2516*
r5	0.0083	-0.0013	0	0
r6	1.0000	0.0009	0	0
r7	0	0	0	0
g8	0.0248	0.0154	0.0333	0.0309
s5	0.9900†	0.4933*	0.9900†	0.3629*
f5	7.5455	0.0221	15.3571	0.0382

*highest elasticities.

† s5 for the smaller fragments was estimated because during the study no reproductives died (n=11 in 2005-2006 and n= 14 in 2006-2007 transition years). We estimated that this species could survival 100 years old (long), and when s5=1, it should be substituted by s5=1-(1/long).

3.4 LTRE

The results of our LTRE analysis is a very good approximation to the treatment effect ($\Delta\lambda$ 2005-2006= 0,0239 and $\Delta\lambda$ 2006-2007= 0,0010; Caswell 1996). Our LTRE analysis revealed that the generally higher λ in the smaller fragments was due primarily to great survival of immatures and reproductives in both transitions years (Figure 2). Survival of seedling and growth of immatures also contributed to the upper λ in the smaller fragments, but only in the second transition year (Figure 2 and 3). Overall, LTRE contributions of regression were positive for most stages (Figure 4). Fecundity also contributed for the great lambda in the smaller fragments (Figure 5). On the other hand, seedling growth contributed in a negative way to the λ of the smaller fragments (Figure 3). On average, survival

and fecundity made the largest positive total contribution to $\Delta \lambda$, and growth made a negative contribution to $\Delta \lambda$ (Figure 6).

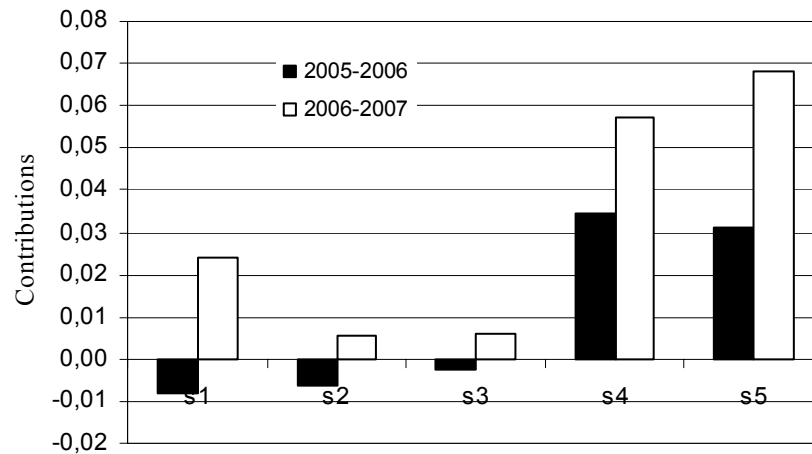


Figure 2: The contributions of each of the stage-specific survival vital rates to the difference between the bigger fragment and the three small fragments populations of *Euterpe edulis* in the Atlantic Rain Forest of Brazil. s1, seedling survival; s2, infant survival; s3, juvenile survival; s4, immature survival; s5, survival of reproductive.

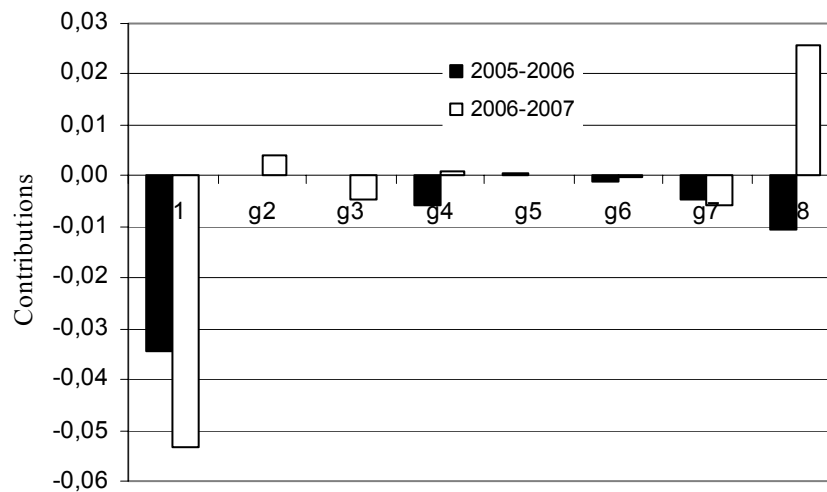


Figure 3: The contributions of each of the stage-specific growth vital rates to the difference between the bigger fragment and the three small fragments populations of *Euterpe edulis* in the Atlantic Rain Forest of Brazil. g1, positive growth of seedling; g2, growth of seedling to infant; g3, growth of seedling to juvenile; g4, positive growth of infant; g5, growth of infant to juvenile; g6, growth of infant to immature; g7, positive growth of juvenile; g8, positive growth of immature.

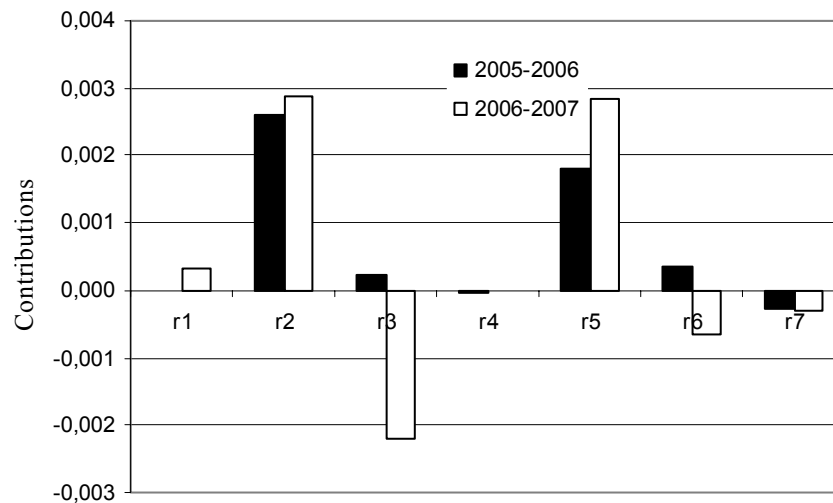


Figure 4: The contributions of each of the stage-specific regression vital rates to the difference between the bigger fragment and the three small fragments populations of *Euterpe edulis* in the Atlantic Rain Forest of Brazil. r1, negative growth of infant; r2, negative growth of juvenile; r3, negative growth of juvenile to infant; r4, negative growth of juvenile to seedling; r5, negative growth of immature; r6, negative growth of immature to juvenile; r7, negative growth of immature to infant.

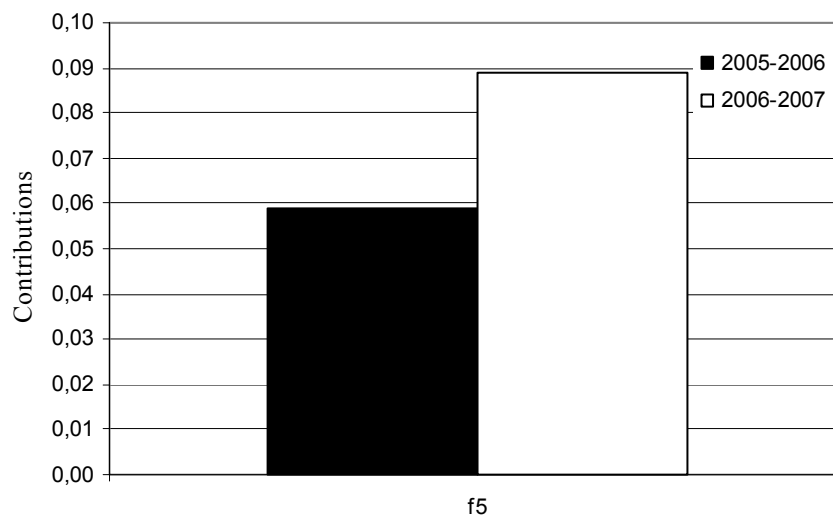


Figure 5: The contributions of each of the stage-specific fecundity vital rates to the difference between the bigger fragment and the three small fragments populations of *Euterpe edulis* in the Atlantic Rain Forest of Brazil. f5, fecundity, the ratio of the number of new seedlings observed in $t + 1$ over the number of reproductives individuals in t .

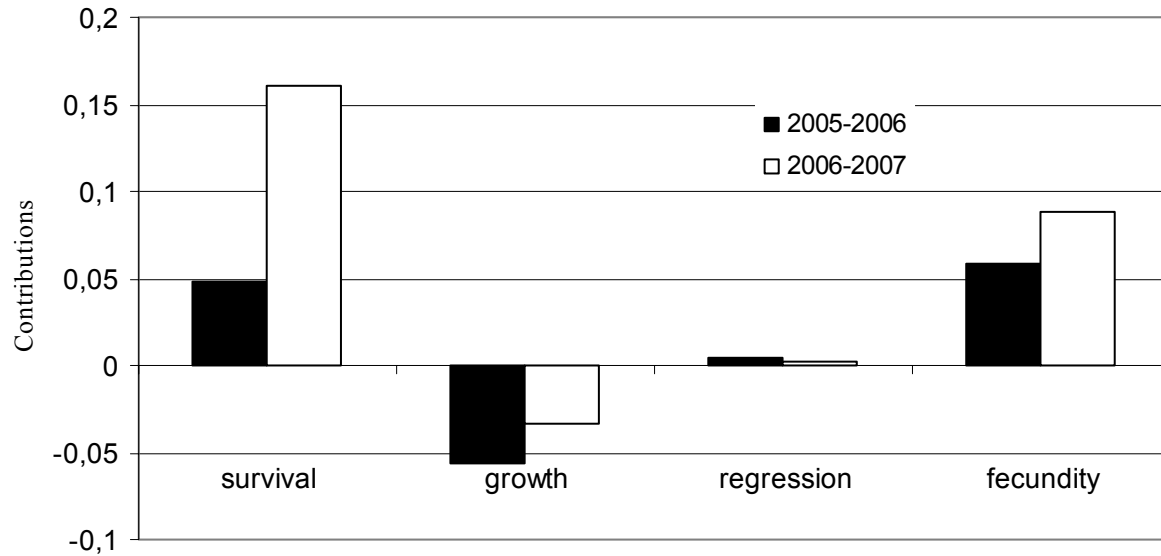


Figure 6: The annual contributions to $\Delta\lambda$ by vital rates to the difference between the bigger fragment and the three small fragments populations of *Euterpe edulis* in the Atlantic Rain Forest of Brazil.

4. Discussion

Projections of λ for *Euterpe edulis* population in the bigger fragment were significantly lower than those in the smaller fragments in both transition years. The population of *E. edulis* in the biggest fragment is not sustainable in either year – we projected a value of <1.0 (Svenning & Macía 2002, Bernal 1998). In contrast, the projections of λ for *E. edulis* population in the three forest fragments showed that these populations are growing.

In the biggest fragment in the second transition year, the survival of immatures and reproductives were lower than the others survivals of post-seedling stages. It was mainly due to a high consumption of its palm heart (predation pressure) by capuchin monkeys (*Cebus nigratus*) during this transition year. The confirmation of this consumption was made indirectly. Traces left by the capuchin monkeys like the crown of the palm in the forest floor with tooth marks and in process of oxidation is evidence of this interaction (Taira 2007). We recorded in the first transition year 11 immatures individuals killed by capuchin monkeys in a total of 34 deaths ($n=214$). In the second transition year, we recorded 1 infant in a total of 22 deaths ($n=222$), 26 immature in a total of 50 deaths (215 in total) and 1 reproductive in a total of 14 deaths (70 in total) by capuchin monkeys. Taira (2007) investigated

why and how tufted capuchin monkeys (*Cebus nigratus*) feed on the heart of palm of *E. edulis*. It was found that monkeys employ optimality rules to select the palms, consuming more palms which size offer the best cost/benefits ratio. This may be the reason why we found more immatures consumed than reproductives. Taira (2007) also found that the frequency of palm heart consumption was negatively related to insect abundance, indicating that palm heart is an alternative source of proteins. Other study also found intense monkey predation on reproductive individuals of other palm species, *Geonoma brevispatha* in an Atlantic rain forest fragment (Souza & Martins 2006). We did not find predation in the smaller fragments we studied because capuchin monkeys do not occur in these fragments (Carlos Ruiz, personal communication). In a study with *E. edulis* in a fragment of Atlantic Rain forest (252 ha) during 3 years, the mortality of reproductives (DAS > 120mm) was very rare; during the period of study, only one reproductive died (density of 284 reproductive plants/ha, Silva-Matos *et al.* 1999). In this latter study there is no mention of this kind of predation. However, capuchin monkey exists in the fragment (Souza & Martins 2006). The high elasticity of the finite rate of population increase to changes in the later classes shows how the mortality found in our study for the immatures and reproductives alter the λ of the bigger fragment.

Euterpe edulis is heavily harvested for its palm heart in the Atlantic forest (Fantini & Guris 2007). We only found harvesting by humans in the three smaller fragments, although no individual was harvested in the studied plots during the studied years. On the other hand, the effect of capuchin monkey predation in the bigger fragment is similar to the effects of human harvesting, since monkeys kill the palm to eat the palm heart. Harvesting methods that involve stem cutting, like the *E. edulis* harvesting, strongly reduce populations as they affect a crucial vital rate - survival (Franco & Silvertown 2004) and cannot be sustainable (Svenning & Macia 2002), especially when this survival is the one vital rate that most impact λ . Silva-Matos *et al.* (1999) studying *E. edulis* in a reserve of Atlantic forest (252 ha) protected since 1979 found a lambda value of 1.24, a growth of 24% annually, much higher than we found. It is important to note that our study was conducted in one National Biological Reserve, and especially in these protected areas the *E. edulis* populations are decreasing. And it is also important to note that Silva-Matos *et al.* (1999) did not report any case of capuchin monkey predation. On the other hand, the latter study argued that the high rate of population increase could be that the population is responding to a changed environment that has resulted from forest fragmentation and isolation, or that the population is recovering from past exploitation in the community. These both explanations may fit for what is happening in the three smaller fragments that

we study. Therefore, if the populations we studied had only a single or not very intense harvest, these populations were released from density-dependent control and started to grow (de Kroon *et al.* 2000).

Additionally to the monkey predation pressure in the bigger fragment, the density effect in the growth and survival of *Euterpe edulis* could be causing its lower λ . It has been shown to *E. edulis* a great impact of density on the growth and survival, especially for the smallest size class (Silva-Matos *et al.* 1999; density of the population ranging from 25184 to 40900 number of individuals/ha). This species had a higher density in the bigger fragment we studied, ranging from 906.2 in 2007 to 1060.5 individuals/hectare in 2005. In the smaller fragments the density ranged from 33.3 in 2005 to 335.8 individuals/hectare in 2007. It is important to note that the density found by Silva-Matos *et al.* (1999) was much higher than that found here, even in the bigger fragment. The same result was found for *Astrocaryum mexicanum*, higher estimates of population growth for populations growing at low densities (Piñero *et al.* 1984).

Therefore, as we found that the generally upper λ in the smaller fragments was due primarily to great survival of immatures and reproductives, the great growth of immatures and the great fecundity in the smaller fragments and, on the other hand, seedling growth contributed in a negative way to the λ of the fragments, it seems that the monkey pressure on the later classes and the density dependence effects in the growth and survival of *E. edulis* are probably the differences between the biggest fragment and the three smaller fragments

5. References

- Aizen, M.A. & Feinsinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75: 330-351.
- Bernal, R. 1998. Demography of the vegetable ivory palm *Phytelephas seemanii* in Colômbia, and the impact of seed harvesting. *Journal of Applied Ecology* 35: 64-74.
- Bruna, E.M. 2003. Are populations in fragmented habitats recruitment limited? Tests with an Amazonian herb. *Ecology* 84: 932-947.

- Bruna, E.M., Vasconcelos, H.L. & Heredia, S. 2005. The effects of habitat fragmentation on communities of mutualists: Amazonian ants and their host plants. *Biological Conservation* 124: 209-216.
- Carvalho, F.A. 2005. Efeitos da fragmentação florestal na florística e estrutura da Mata Atlântica submontana de região de Imbaú, município de Silva Jardim, RJ. MS. Dissertation, University of North Fluminense.
- Caswell, H. 1996. Analysis of life table response experiments II. Alternative parameterizations for size- and stage-structured models. *Ecological Modelling* 88: 73-82.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- de Kroon, H., Groenendaal, J.V. & Ehrlén, J. 2000. Elasticities: a review of methods and model limitations. *Ecology* 81: 607-618.
- Fantini, A.C. & Guries, R. 2007. Forest structure and productivity of palmitero (*Euterpe edulis* Martius) in the Brazilian Mata Atlântica. *Forest Ecology and Management* 242: 185-194.
- Franco, M. & Silvertown, J. 2004. A comparative demography of plants based upon elasticities of vital rates. *Ecology* 85: 531-538.
- Freckleton, R.P., Silva-Matos, D.M., Bovi, M.L.A. & Watkinson, A.R. 2003. Predicting the impacts of harvesting using structured population models: the importance of density-dependence and timing of harvest for a tropical palm tree. *Journal of Applied Ecology* 40: 846-858.
- Gaiotto, F.A., Grattapaglia, D., Vencovsky, R. 2003. Genetic structure, mating system and long distance gene flow in *Euterpe edulis* Mart.. *Journal of Heredity* 94: 399-406.
- Galetti, M. & Aleixo, A. 1998. Effects of palm heart harvesting on avian frugivores in the Atlantic rain forest of Brazil. *Journal of Applied Ecology* 35: 286-293.

- Galetti, M., Donatti, C.I., Pires, A.S. Guimarães Jr., P.R., Jordano, P. 2006. Seed survival and dispersal of an endemic Atlantic Forest palm: the combination effects of defaunation and Forest fragmentation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 151: 141-149.
- Henderson, A., Galeano, G. & Bernal, R., 1995. Field guide to the palms of the Americas. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hobbs, R.J. 1993. Effects of landscape fragmentation on ecosystem processes in the Western Australian wheat belt. *Biological Conservation* 64: 193-201.
- Horvitz, C.C., & Schemske, D.W. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155-1982.
- Malo, J.E., Leirana-Alcocer, J. & Parra-Tabla, V. 2001. Population fragmentation, florivory, and the effects of flower morphology alterations on the pollination success of *Myrmecophila tibicinis* (Orchidaceae). *Biotropica* 33: 529-534.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Fonseca, G.A.B. & Kent, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- Morris, W.F. and Doak, D.F. 2002. Quantitative Conservation Biology: theory and practice of population viability analysis. Sinauer Associates Inc., USA.
- Morris, W.F. & Doak, D.F. 2005. How general are the determinants of the stochastic population growth rate across nearby sites? *Ecological Monographs* 75:119-137
- Piñero, D., Martinez-Ramos, M., Sarukhán, J. 1984. A population model of *Atrocaryum mexicanum* and a sensitivity analysis of its finite rate of increase. *Journal of Ecology* 72: 977-991.
- Ranta, P., Blom, T., Niemelä, J., Elina, J. & Sitonem, M. 1998. The fragmented Atlantic rain forest of Brazil: size, shape and distribution of forest fragments. *Biodiversity and Conservation* 7: 385-403.
- Scariot, A. 2001. Weedy and secondary palm species in Central Amazonian Forest Fragments. *Acta Botânica Brasilica* 15: 271-280.

- 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: 2635-2650.
- Silva-Matos, D.M. & Watkinson, A.R. 1998. The fecundity, seed and seedling ecology of the edible palm *Euterpe edulis* in south-eastern Brazil. *Biotropica* 30: 595-603.
- Silvertown, J., Franco, M., Pisanty, I., Mendoze, A. 1993. Comparative demography: relative importance of life cycle components to the finite rate of increase in Woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- Souza, A.F. & Martins, F.R. 2004. Population structure and dynamics of a neotropical palm in fire-impacted fragments of the Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation* 13: 1611-1632.
- Souza, A.F. & Martins, F.R. 2006. Demography of the clonal palm *Geonoma brevispatha* in a Neotropical swamp forest. *Austral Ecology* 31: 869-881.
- SOS Mata Atlântica. Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica – Período 2000 a 2005. São Paulo.
- Svenning, J.C. & Macia, M.J. 2002. Harvesting of *Geonoma macrostachys* Mart. leaves for thatch: an exploration of sustainability. *Forest Ecology and Management* 167: 251-262.
- Taira, J.T. 2007. Consumo de palmito Juçara (*Euterpe edulis* Mart.) por macacos-prego (*Cebus nigritus*): estratégia de forrageamento ótimo ou requinte de um gourmet? Dissertação apresentada ao Instituto de Psicologia da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Terborgh, J. 1986. Keystone plant resources in the tropical forest. In: Soule, M.E., ed. *Conservation Biology: the science of scarcity and diversity*. New York: Sinauer, 1986. p: 330-344.
- Turner, I.M. & Corlett, R.T. 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 330-333.
- Young, A, Boyle, T. & Brown, T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 413-418.

Considerações Finais

Florestas tropicais são consideradas um mosaico dinâmico de manchas de diferentes idades produzidas por distúrbios e influenciadas por diferentes condições bióticas e abióticas, e as espécies de palmeiras são extremamente influenciadas por essa heterogeneidade ambiental. Os dados encontrados para as diferenças entre os estádios ontogenéticos/classes nos fragmentos das três espécies podem representar características individuais de cada fragmento, tais como a abertura do dossel e o tipo e umidade do solo. Características estas que independem do tamanho do fragmento. Mesmo com essa variação, é importante caracterizar de maneira bastante precisa os estádios ontogenéticos/classes usadas para classificar os indivíduos, principalmente para servir como base para os estudos de estrutura e dinâmica populacional e também para a comparação entre estudos.

Astrocaryum aculeatissimum, *Euterpe edulis* e *Geonoma schottiana* apresentaram características populacionais bem diferentes nas áreas estudadas.

A densidade de *A. aculeatissimum* variou de acordo com o fragmento, mas sem uma relação direta com o tamanho da área. A sua estrutura populacional variou de acordo com o fragmento estudado. Os fragmentos menores tiveram proporcionalmente mais indivíduos reprodutivos do que plântulas, quando comparados com os fragmentos grandes, que tiveram proporcionalmente mais plântulas do que reprodutivos. A dinâmica populacional de *A. aculeatissimum* indica estabilidade no tamanho da população na escala de paisagem.

E. edulis apresentou uma grande variação na densidade de acordo com o fragmento estudado, mas sem relação com o tamanho da área. A proteção da área parece ser importante para a espécie. Em um dos maiores fragmentos que é protegido há pouco tempo, a espécie tem um tamanho populacional bem reduzido, comparado com o outro fragmento grande que é protegido há mais tempo. Quanto à estrutura, a exploração do palmito tem um forte impacto. Os fragmentos que possuem exploração, que também são os menores, têm a maior parte da sua população representada por indivíduos imaturos. Portanto, tanto o tamanho do fragmento quanto a proteção da área parecem influenciar o tamanho e a estrutura desta espécie. Quando a dinâmica da espécie foi analisada num nível de paisagem, a população apresentou baixo potencial de regeneração ($\lambda < 1$). Porém, quando a dinâmica da população do maior fragmento foi comparada com a dinâmica dos três menores fragmentos em conjunto, a

primeira apresentou uma diminuição do seu tamanho ao longo do tempo e a segunda apresentou um bom potencial de regeneração. Temos quatro hipóteses para esses fatos. Primeiro, as populações dos fragmentos menores tiveram uma redução do efeito dependente de densidade no controle do crescimento da população por causa da exploração de alguns indivíduos. Segundo, as populações nos menores fragmentos estão regenerando após um passado de exploração. Terceiro, a pressão de predação dos macacos pregos nos maiores indivíduos no maior fragmento, está causando a redução na taxa de crescimento populacional neste fragmento. Quarto, o efeito dependente de densidade está causando uma maior mortalidade no fragmento grande. Essas hipóteses podem estar ocorrendo todas juntas ou de maneira independente.

A densidade de *G. schottiana* teve grande variação de acordo com o fragmento estudado, mas sem relação com o tamanho da área. Porém, esta espécie não apresentou alteração na sua estrutura populacional. Todas as populações estudadas apresentaram a maior parte da população representada pelas plântulas, exceto um dos maiores fragmentos que tem uma população muito pequena dessa espécie. Assim como para *A. aculeatissimum*, na análise da dinâmica populacional num nível de paisagem, a população da *G. schottiana* apresentou estabilidade, mesmo com a exploração de suas folhas nos menores fragmentos. Ou seja, as populações estudadas têm sido exploradas de maneira sustentável.

Portanto, foram encontrados resultados contrastantes para as três espécies de palmeiras estudadas. Apesar de pertencerem à mesma família botânica, as três espécies possuem características e pressões ambientais e antrópicas bem distintas, resultando em um comportamento bem distinto frente à redução do habitat e à exploração de seus recursos. Um conjunto de fatores parece estar levando a essas diferenças. *A. aculeatissimum* tem cerca de metade da sua população proveniente de crescimento clonal e não é explorada. Já *E. edulis* e *G. schottiana* se reproduzem predominantemente por via sexual (semente) e são exploradas de maneira distinta, sendo que *E. edulis* tem uma exploração que causa problemas semelhantes àqueles observados na exploração madeireira, causando a morte do indivíduo, enquanto a exploração de *G. schottiana* é menos impactante, nem sempre causando a morte dos indivíduos explorados. Outro fator que se mostrou bastante importante na dinâmica de *E. edulis* foi a predação por macacos prego, predação essa que tem o mesmo impacto na mortalidade dos indivíduos de *E. edulis* que a exploração do palmito feita pelo homem.

Os efeitos antrópicos nas populações de espécies vegetais têm que ser analisados de maneira bastante específica, pois mesmo espécies que apresentem características em comum, podem apresentar comportamentos bastante diferentes frente às pressões externas a suas populações.