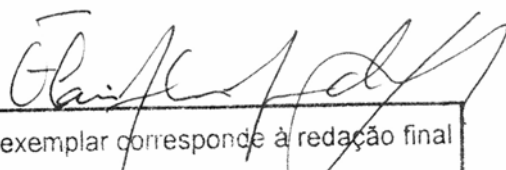


UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS
INSTITUTO DE BIOLOGIA



Daniela Fessel Bertani

**Ecologia de populações
de *Psychotria suterella* Müll. Arg. (Rubiaceae)
em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica**



Este exemplar corresponde à redação final da tese defendida pelo(a) candidato (a) <u>Daniela Fessel Bertani</u> _____ e aprovada pela Comissão Julgadora.
--

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

Orientador: Flavio Antonio Maës dos Santos

2006

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA

BIBLIOTECA DO INSTITUTO DE BIOLOGIA – UNICAMP

B461e ***Bertani, Daniela Fessel***
Ecologia de populações de *Psychotria suterella* Müll. Arg. (Rubiaceae) em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica / Daniela Fessel Bertani. -- Campinas, SP: [s.n.], 2006.

Orientador: Flavio Antonio Maës dos Santos.

Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. MATA ATLÂNTICA. 2. ECOLOGIA VEGETAL. 3. BIOLOGIA - POPULAÇÃO. 4. *PSYCHOTRIA*. I. SANTOS, FLAVIO ANTONIO MAËS DOS. II. UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS. INSTITUTO DE BIOLOGIA. III. TÍTULO.

(SCS/IB)

Título em inglês: Population ecology of *Psychotria suterella* Müll. Arg. (Rubiaceae) in fragmented Atlantic Rainforest landscape.

Palavras-chave em inglês: Mata Atlântica (Brazil); Vegetation ecology; Population biology; *Psychotria*.

Área de concentração: Biologia Vegetal.

Titulação: Doutora em Biologia Vegetal.

Banca examinadora: Flavio Antonio Maës dos Santos, Gislene Maria da Silva Ganade, Jean Paul Walter Metzger, Ricardo Ribeiro Rodrigues, Marcelo Trindade Nascimento.

Data da defesa: 22/02/2006.

Banca examinadora

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



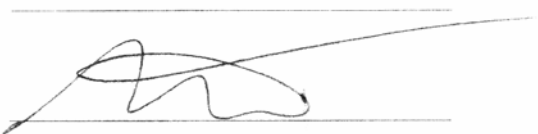
Prof. Dr. Jean Paul Walter Metzger



Prof. Dra. Gislene Maria da Silva Ganade



Prof. Dr. Ricardo Ribeiro Rodrigues



Prof. Dr. Marcelo Trindade Nascimento



Prof. Dra. Luciana Ferreira Alves



Prof. Dr. João Semir



Prof. Dra. Sandra Maria Carmello Guerreiro



“Toda a nossa ciência, comparada com a realidade, é primitiva e infantil - e, no entanto, é a coisa mais preciosa que temos”.

Albert Einstein

Agradecimentos

Ao Flavio pela orientação, disponibilidade, amizade, apoio e paciência.

À Luciana Alves pela co-orientação informal, amizade, companhia no campo, a quem admiro, entre outras coisas, pelo incrível rigor de ética.

Ao Jean Paul pelo apoio financeiro e logístico para execução desse trabalho.

À SABESP especialmente ao Nali, pelo apoio logístico do trabalho na Reserva Florestal do Morro Grande.

Aos caseiros e proprietários dos fragmentos amostrados, pela permissão da execução do trabalho e em alguns casos pela boa receptividade, especialmente Carmo Messias, pelas guloseimas depois de um dia de muita chuva e cansaço.

Ao Luciano Lopes pela gentileza em mostrar as áreas e me apresentar á espécie.

À Rita, Cibele, Ju Farinacci, Sônia, Ricardo Germano, Mayra, Ângela, Vanessa, Junior, Priscila e Lica, pela ajuda nos trabalhos de campo.

À Analu, Cibele, Lica e Janete, pela ajuda nos experimentos de germinação.

Ao Lica e Mauricio Pozzobon, pela ajuda com as análises das fotos hemisféricas.

À Aneliza, Arquimedes e Carol, pela ajuda com algumas análises.

Ao grupo Herpetofauna e Pequenos Mamíferos do projeto, especialmente Mari Dixo e Renata Pardini, pelo apoio nos dias difíceis de campo e companhia.

Ao Rods, por cuidar dos ursos enquanto estávamos no campo.

À Cacai e Xande pela estadia no sítio Cambucá.

À Maria Ligia Bertani pela ajuda na digitação dos dados.

À Vera Jannini pelo empréstimo do carro.

À Fernanda Sawaya Oliveira pelas versões dos abstracts.

À Rogerio Sawaya pela cobrança sensata, pelo apoio.

Aos membros da pré-banca Pedro Moraes, Gislene Ganade e Luciana Alves pelas valiosas sugestões e disponibilidade.

À Vera Solferini pelo apoio e empréstimo de material para a tentativa da análise genética dos frutos.

À Sónia e Maurício Pozzobon pela ajuda com o projeto da análise genética dos frutos.

Ao Miltinho (LEPaC) pelo mapa das áreas.

Ao Renato Armelin pela gentileza em ceder o algoritmo para as análises matriciais e paciente ajuda na instalação de programas para análise espacial.

Aos colegas do Laboratório de Ecologia, principalmente a Alessandra Caiafa, Rita, Marisa, Vanessa, Roque, Flaviana, Carol, Anelisa, Rosemary e Edileide, pelos momentos de risos e relaxamento, pela amizade.

Ao Departamento de Botânica pelo apoio financeiro.

À Capes pela bolsa de doutorado.

À FAPESP pelo financiamento de parte do trabalho de campo e material através do projeto “Conservação da Biodiversidade em Paisagens Fragmentadas no Planalto Atlântico de São Paulo”.

Ao Lica pela ajuda em todo o processo de execução e idealização dessa tese, pela paciência e apoio incondicional.

ÍNDICE

RESUMO	1
ABSTRACT.....	3
INTRODUÇÃO GERAL	5
Referências Bibliográficas	14
Figura 1: Imagem da Serra de Paranapiacaba e a Reserva Florestal do Morro Grande.....	10
Figura 2: Imagens dos fragmentos estudados na região de Cotia/Ibiúna.....	11
Figura 3: Indivíduo jovem de <i>Psychotria suterella</i>	13
Figura 4: Indivíduos provenientes de propagação clonal.....	13
Capítulo 1: Variações da abundância e estrutura de populações de <i>Psychotria suterella</i> Müll. Arg. em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica no sudeste do Brasil	17
Resumo	17
Abstract.....	18
Introdução	19
Material e Métodos	21
Resultados	26
Discussão	28
Referências Bibliográficas	31
Figura 1: Mapa da região de Ibiuna/Cotia	35
Figura 2: Médias da densidade de indivíduos	36
Figura 3: Variação da porcentagem de abertura do dossel	37
Figura 4: Curvas de Lorenz	38
Figura 5: Relações das proporções do número de indivíduos por classe de altura e a área dos fragmentos	39
Figura 6: Relações das proporções do número de indivíduos por classe de altura e a abertura do dossel	40
Figura 7: Relações das proporções do número de indivíduos por classe de altura e a grau de perturbação antrópica	41
Figura 8: Padrão espacial em diferentes escalas descrito pela função K	42
Tabela 1: Caracterização das áreas e das populações	45
Tabela 2: Comparação do Coeficiente de Gini médio	46
Capítulo 2: Relações alométricas em <i>Psychotria suterella</i> Müll. Arg. (Rubiaceae)	47
Resumo	47
Abstract	48
Introdução	48
Material e Métodos	51

Resultados	53
Discussão	55
Referências Bibliográficas	58
Figura 1: Variação da densidade de indivíduos e abertura do dossel	61
Figura 2: Inclinação das retas de regressão e desvios das regressões em diferentes densidades de indivíduos e abertura do dossel	62
Figura 3: Interceptos das retas de regressão e desvios das regressões em diferentes densidades de indivíduos e abertura do dossel	63
Figura 4: Variação da densidade das populações de <i>P. suterella</i>	64
Figura 5: Variação da porcentagem de abertura do dossel nas áreas amostradas	65
Figura 6: Comparação da inclinação das retas de regressão e desvios das regressões de diferentes populações	66
Figura 7: Comparação entre os interceptos das regressões e desvios em diferentes populações	67
Tabela 1: Coeficientes da regressão linear (Modelo tipo II).....	68
Tabela 2: Comparação dos coeficientes da regressão linear da relação alométrica entre das e altura em diferentes densidades e abertura do dossel, para diferentes classes de altura.....	69
Tabela 3: Comparação dos coeficientes da regressão linear da relação alométrica entre das e altura entre populações	70
Capítulo 3: Demografia de <i>Psychotria suterella</i> Müll. Arg. (Rubiaceae)	
em um paisagem fragmentada de Floresta Atlântica	71
Resumo	71
Abstract.....	72
Introdução	73
Material e Métodos	75
Resultados	80
Discussão	87
Referências Bibliográficas	90
Figura 1: - Variação da altura dos indivíduos sem frutos e com frutos	94
Figura 2: Relação entre a porcentagem de crescimento negativo e a porcentagem de danos	95
Figura 3: Variação no tempo de crescimento em diâmetro	96
Figura 4: Comparação entre médias de crescimento em das entre classes de tamanho por fragmento amostrado	97
Figura 5: Relação entre a porcentagem de crescimento negativo em altura e a porcentagem de danos	98
Figura 6: Variação no tempo da média e desvio padrão do crescimento em altura	98
Figura 7: Comparação entre médias de crescimento em altura entre classes de tamanho por fragmento	99

Figura 8: Taxas de mortalidade por classe de altura em cada fragmento	100
Figura 9: Relação entre o número de indivíduos mortos por parcela e a densidade de indivíduos	101
Figura 10: Número de indivíduos amostrados em cada fragmento em três anos	102
Figura 11: Triângulo demográfico de elasticidade das populações em t1 e t2 .	102
Figura 12: Contribuição dos elementos da matriz: estase, crescimento e regressão em diferenças anuais na taxa de crescimento populacional entre populações e fragmentos e de floresta contínua	103
Tabela 1: Média e desvio padrão do crescimento anual em diâmetro de <i>Psychotria suterella</i> por fragmento	104
Tabela 2: Média e desvio padrão do crescimento anual em diâmetro por classe de tamanho	104
Tabela 3: Média e desvio padrão do crescimento anual em altura por fragmento amostrado	105
Tabela 4: Média e desvio padrão do crescimento anual em altura por classe de tamanho	105
Tabela 5: Taxas de mortalidade, ingresso e incremento populacional das populações	106
Tabela 6: Resultados do teste de Qui-quadrado das comparações entre taxas de mortalidade das populações	106
Tabela 7: Resultados do teste de Qui-quadrado das comparações entre taxas de ingresso das populações	106
Tabela 8: Resultados das matrizes de projeção obtidas em nove populações nos períodos de tempo t1 e t2	107
Tabela 9: Matrizes de elasticidade em nove populações nos tempos t1 e t2	109
Tabela 10: Resultados das matrizes de projeção em populações de fragmentos e de floresta contínua, nos períodos de tempo t1 e t2	111

Capítulo 4: Germinação de sementes de *Psychotria suterella* Müll. Arg. (Rubiaceae) em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica no sudeste do Brasil

Resumo	112
Abstract.....	112
Introdução	113
Material e Métodos	114
Resultados	116
Discussão	117
Referências Bibliográficas	119
Figura 1: Variação da porcentagem de germinação de sementes	121
Figura 2: Variação da porcentagem de germinação de sementes em populações de fragmentos e floresta contínua	122
Figura 3: Variação da velocidade de germinação de sementes	123
Figura 4: Variação da velocidade de germinação de sementes em	

populações de fragmentos e floresta contínua	124
Tabela 1 - Áreas de coleta das sementes de <i>Psychotria suterella</i> em diferentes situações da paisagem.....	125
CONSIDERAÇÕES FINAIS	126

Resumo

Existe muita variação no grau de sensibilidade de populações de plantas à diminuição de habitats naturais e poucos estudos em áreas com prioridade de conservação. Este estudo teve como objetivo testar se a descontinuidade e qualidade de habitats de Mata Atlântica afetam a abundância, estrutura, relações alométricas, dinâmica e germinabilidade de sementes de populações de uma espécie comum de sub-bosque, *Psychotria suterella* (Rubiaceae). Foram amostradas nove populações dessa espécie em três áreas em uma floresta contínua, três fragmentos conectados e três fragmentos isolados em uma paisagem de Mata Atlântica fragmentada no estado de São Paulo. A densidade de indivíduos foi menor e a taxa de mortalidade maior nos fragmentos isolados. Todas as populações apresentaram padrão espacial agrupado, exceto a população de um fragmento isolado, que apresentou distribuição aleatória. As populações de menor tamanho apresentaram maior crescimento em altura e diâmetro, maior taxa de mortalidade e maior taxa de ingresso. Diferenças nas taxas de ingresso entre populações aparentemente não tiveram relação com a germinabilidade de sementes, pois a porcentagem de germinação não diferiu entre populações. A mortalidade aumentou em função do aumento da densidade intraespecífica. O crescimento negativo aumentou com o aumento da porcentagem de danos nos indivíduos. Indivíduos de classes de tamanho diferentes parecem ter sido afetados de forma oposta aos fatores analisados. Quanto menor o fragmento, maior a abertura do dossel e o grau de perturbação antrópica, maior a proporção de indivíduos menores e menor a proporção de indivíduos de maior tamanho. Indivíduos menores apresentaram maior taxa de mortalidade e maior crescimento, quando comparados a indivíduos maiores. Em escala

menor a disponibilidade de luz e a densidade afetaram as relações alométricas (diâmetro x altura) dos indivíduos. Em maior escala, populações com baixa densidade de indivíduos e sujeitas a maior luminosidade variam muito na forma de crescimento. Todas as populações apresentaram declínio populacional. As taxas de crescimento populacional (λ) variaram entre as áreas e no tempo, sendo que para a maioria das populações λ foi menor que 1. As classes de estase contribuíram mais para os valores de λ . As contribuições de transições para mudança de classe de tamanho (crescimento e regressão) apresentaram pouca contribuição à λ . As taxas de crescimento populacional (λ) não diferiram entre as populações da floresta contínua e dos fragmentos. As contribuições para $\Delta\lambda$ na estase variaram muito entre os anos amostrados. Existiu maior probabilidade nos fragmentos, de indivíduos passarem para uma classe de maior tamanho, e maior probabilidade na floresta contínua de indivíduos regredirem de tamanho. A combinação de diferentes fatores pode alterar a abundância e estrutura de populações de *Psychotria suterella*, e em situações extremas essas alterações podem ser negativas. A grande variação no tempo das taxas de dinâmica podem sugerir estocasticidade demográfica, e o declínio populacional lento das populações na paisagem podem indicar a possibilidade a longo prazo de extinção de algumas populações.

ABSTRACT

There is wide variation in the sensibility level of plant populations to the decrease of their natural habitats. There are also few studies in priority conservation areas. The objective of this study is to test if the discontinuity and quality of the Atlantic Rainforest affect the structure, allometric relations, dynamics, and seed germinability of the populations of a common understory specie, *Psychotria suterella* (Rubiaceae). Nine populations of the species were sampled in three areas of continuous forests, three connected fragments, and three isolated fragments, in a landscape of fragmented Atlantic Rainforest in São Paulo State, southeastern Brazil. The density of individuals was smaller and the mortality rate of the isolated fragments was higher. All the populations presented a clustered spatial pattern except for a population of one isolated fragment which presented random distribution. The smaller populations presented higher growth, higher mortality rate, and higher recruitment rate. The differences found in the recruitment rates between the populations have no apparently relation with the seeds germination. The germination percentage was not different among the populations. Mortality increased because the intraspecific density also increased. The negative growth increased with the increase of the damage percentage in the individuals. Individuals of different size class appeared to be affected in the opposite way to the analyzed factors. The proportion of small individuals was higher according to a decrease on the size of the fragment, on increase of the canopy openness, and antropic disturbance. It worked opposite with larger individuals. Smaller individuals presented a higher mortality rate and higher growth when compared to bigger individuals. In small scale the density and light conditions affect the allometric relations of individuals. In large scale populations with low density of individuals and higher light conditions may vary a lot in their way of growth. All the populations presented

populational decline. The populations growth rate (λ) varied among areas and in time. For the majority of populations λ was less than 1. The stasis class contributed to the λ values. The contributions of transitions for the change of size class (growth and regression) presented little contribution to λ . The populational growth rate (λ) did not differ among the continuous forest populations and the fragments. The contribution to $\Delta\lambda$ in stasis varied considerably among the sampled years. In the fragments there was higher probability of individuals to get to a class of larger size. In the continuous forest there was higher probability of individuals to decrease in size. The combination of different factors may alter the abundance and structure of the *Psychotria suterella* populations. In extreme situations these alterations may be negative. The wide variation in time of the dynamics rate may show demographic stochasticity. The slow populational decline of the populations in the landscape may indicate the possibility of extinction of some populations in the long term.

Introdução Geral

A Floresta Atlântica do Brasil é um dos biomas mais ameaçados do mundo, com previsão de extinção de muitas espécies (Brooks & Balnford 1996). É considerada como zona de prioridade de conservação (“Hot Spot”), pelo grande endemismo, diversidade de organismos e com histórico de intensa perda de habitats (Myers *et al.* 2000). A perda de habitats e conseqüente fragmentação, fazem com que grande parte dos remanescentes seja formada por florestas secundárias (*sensu* Brown & Lugo 1990). Entretanto, paisagens de florestas secundárias abrigam um grande número de espécies que têm um papel importante na conservação desses ecossistemas (Schulze *et al.* 2004).

A fragmentação de habitats pode levar à redução do tamanho populacional de plantas pela diminuição da área de ocupação e/ou por fatores ambientais de alteração desses ambientes. Quanto menor e mais isolada for uma população, maior deve ser a probabilidade de extinção devido à perda de variabilidade genética e aumento de endocruzamento, redução do fluxo gênico e conseqüente redução da capacidade de se adaptar a mudanças ambientais abruptas (Lande 1988, Heschel & Paige 1995, Young *et al.* 1996). A conectividade entre florestas e a complexidade do mosaico da paisagem parecem ser fatores essenciais para a sobrevivência de algumas espécies de plantas, por possibilitarem o fluxo de alguns agentes dispersores e polinizadores (Fahrig & Merriam 1994, Metzger 1997, Beier & Noss 1998, Murphy & Lovett-Doust 2004). Porém, a susceptibilidade de espécies de plantas a esses fatores está ligada a características do seu ciclo de vida e dependência de sementes para a reprodução (Hobbs & Yates 2003).

Habitats fragmentados apresentam condições ambientais alteradas, relacionadas à criação de bordas entre os fragmentos e a área alterada ao redor, além da influência do tipo de matriz (Murcia 1995, Laurance 2000, Tabarelli *et al.* 2004). Na região da borda ocorre diminuição da umidade, aumento da temperatura e de sua amplitude, da penetração de luz no solo e alteração no acúmulo de serrapilheira (Kapos 1989, Didham 1998, Jules 1998). Alguns trabalhos em florestas tropicais fragmentadas mostraram que tais condições influenciam a composição da comunidade de plantas (Mesquita *et al.* 1999, Tabarelli *et al.* 1999, Sizer & Tanner 1999), aumentam taxas de mortalidade e danos de árvores (Ferreira & Laurance 1997, Laurance *et al.* 2000), afetam processos demográficos relacionados à regeneração (Jules 1998, Benitez-Malvido 1998, Bruna 1999, Bruna 2002, Cordeiro & Howe 2001) e a estrutura de populações (Bach *et al.* 2005). As características da ocupação do entorno de fragmentos (matriz) também afetam a sobrevivência de populações, com variações na frequência e intensidade de intervenções humanas como caça, extração e fogo (Laurance & Cochrane 2001, Tabarelli *et al.* 2004). Assim, tais características abióticas devem aumentar a estocasticidade demográfica e ambiental de habitats reduzidos, afetando a persistência de populações na paisagem.

Na região sudeste do Brasil, existem muitos exemplos de paisagens de Mata Atlântica fragmentada, e poucas informações da persistência de populações de plantas. Esta carência de informações pode ser ampliada para a maioria das regiões tropicais do mundo, onde a avaliação comparativa de aspectos da história de vida de espécies de plantas em fragmentos e floresta contínua é praticamente inexistente, o que dificulta a possibilidade da conservação dessas áreas (Bruna 2003, Bruna & Oli 2005). Para acessar essas informações, são necessários estudos sobre mecanismos demográficos responsáveis por mudanças na abundância de populações de plantas na escala de paisagem (Bruna 2003).

Em 1999 foi iniciado o projeto “Conservação da Biodiversidade em Paisagens Fragmentadas no Planalto Atlântico de São Paulo” desenvolvido no laboratório LEPAC (Laboratório de Ecologia de Paisagens e Conservação) sob direção do Prof. Dr. Jean Paul Metzger (IB - USP). Este projeto compreendeu o estudo de alguns efeitos da fragmentação em uma paisagem formada por fragmentos de Floresta Atlântica em estágio secundário de sucessão. Para contribuir com alguns dos objetivos principais do projeto, são apresentados nesse trabalho informações sobre a variação espaço temporal na abundância de uma espécie arbustiva comum no sub-bosque das florestas desta paisagem, *Psychotria suterella* (Rubiaceae).

A escolha dessa espécie se baseou na importância de espécies abundantes na estruturação de comunidades (Hartshorn 1990). A estrutura da vegetação é um elemento chave na riqueza e abundância de espécies de vários organismos (Wiens 1989). Seu estudo compreende uma informação valiosa, pois a manutenção dessas espécies pode significar a sobrevivência destes ambientes já reduzidos.

Psychotria é o maior gênero da família Rubiaceae, com número estimado de 700 espécies Neotropicais (Hamilton 1989). Contribui para a diversidade florística e compreende uma significativa proporção da vegetação de sub-bosque em muitas florestas tropicais (Kinupp & Magnusson 2005). Por isso, este gênero tem sido considerado um modelo para inferência de padrões e mecanismos de especiação nos trópicos (Hamilton 1989). A maioria dos estudos com espécies do gênero em florestas tropicais, abordou comparações interespecíficas. Já foram abordados aspectos da variação da luz do ambiente no sucesso de emergência, em função da massa da semente (Paz *et al.* 1999, Paz & Martinez- Ramos 2005), limitação da disponibilidade de sementes (Svenning & Wright 2005), na plasticidade fenotípica (Valladares *et al.* 2000), no crescimento, produção de

folhas e sobrevivência de plântulas (Amezquita 1998) e arquitetura da copa (Gálvez & Percy 2003, Percy *et al.* 2004). Outros temas como herbivoria (Dyer *et al.* 2004), distribuição espacial (Kinupp & Magnusson 2005), sistema reprodutivo e fenologia (Augspurger 1983, Almeida & Alves 2000, Lopes 2002, Coelho & Barbosa 2004, Teixeira & Machado 2004, Ramos & Santos 2005), e efeito da borda na polinização (Ramos & Santos 2006) também já foram explorados, porém não existem estudos demográficos de espécies do gênero.

O presente trabalho pretende contribuir com informações adicionais às espécies do gênero, assim como para a conservação de populações em paisagens fragmentadas. Para tanto, serão abordadas as seguintes questões:

- Como a descontinuidade e diminuição do tamanho de habitats, assim como a qualidade dos ambientes, afetam a estrutura e o tamanho de populações de *Psychotria suterella* (Capítulo 1)?
- A densidade de indivíduos e a luminosidade afetam a relação entre diâmetro e altura dessa espécie (Capítulo 2)?
- Existem diferenças alométricas entre populações de diferentes fragmentos florestais (Capítulo 2)?
- A heterogeneidade ambiental e espacial encontrada na paisagem afeta o crescimento populacional dessa espécie (Capítulo 3)?
- Existe variação na germinação de sementes de populações de *Psychotria suterella*, e a possível variação está associada à diminuição e descontinuidade de habitats (Capítulo 4)?

A Paisagem Estudada

A área do estudo localiza-se entre os municípios de Cotia e Ibiúna, estado de São Paulo (23°35'S a 23°50'S; 46°45'W a 47°15'W), em paisagem caracterizada por uma floresta contínua (Reserva Florestal do Morro Grande) e fragmentos de vegetação nativa em estágio secundário (Figura 1). A altitude da região varia de 850 m a 1.100 m. O clima é do tipo Cwa (Köppen 1948), temperado e chuvoso. As médias máximas de temperatura são de 27°C e as mínimas são de 11°C (SABESP 1997). A média pluviométrica anual é de aproximadamente 1.400 mm, com meses frios e secos de abril a agosto. A vegetação da região pode ser classificada como “Floresta Ombrófila Densa baixo Montana” (Oliveira-Filho & Fontes 2000), sendo uma transição entre Floresta Ombrófila Densa e Floresta Semidecidual. A floresta do Morro Grande, é composta por um mosaico de florestas secundárias em diferentes estádios de sucessão. Na região oeste da Reserva existe uma paisagem fragmentada dominada por áreas abertas, caracterizadas por campos agrícolas (33% de cobertura), construções rurais e áreas urbanas (15%), vegetação natural em estádios iniciais de regeneração (10%), florestas secundárias (31%) e plantações de eucalipto (7%, Metzger & Simonetti 2003).

O estudo foi desenvolvido em três fragmentos pequenos isolados: Teresa, Dito e Carmo Messias (Te, Dit e CM respectivamente); três fragmentos pequenos conectados a fragmentos maiores: Maria, Luíza e Alcides (Ma, Lu e Al; Figura 2), e três áreas dentro da Reserva Florestal do Morro Grande (MGA, MGB e MGC). Os fragmentos são identificados pela abreviação do nome dos proprietários ou responsáveis. Tanto as áreas amostradas nos fragmentos como na floresta contínua são compostas por florestas

secundárias, com tempo aproximado de intervenções antrópicas entre 50 e 80 anos (Pardini *et al.* 2005).

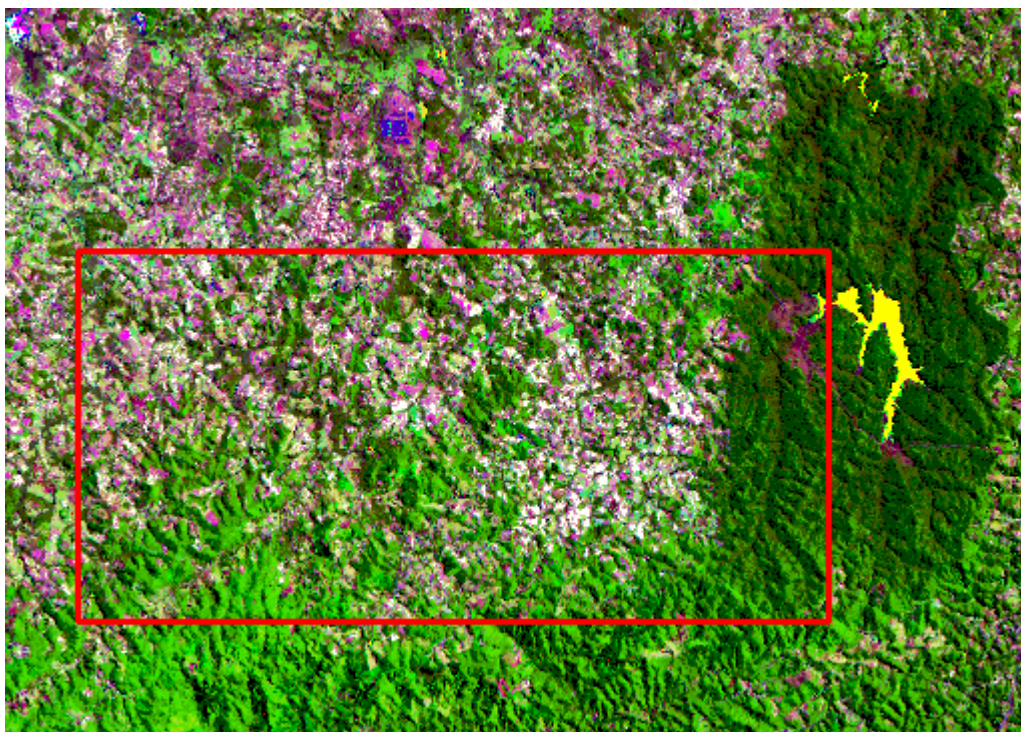


Figura 1 - Imagem da Serra de Paranapiacaba (parte inferior) e a Reserva Florestal do Morro Grande (lado direito – verde escuro). O retângulo delimita a área amostrada da Reserva do Morro Grande e dos fragmentos estudados (LEPAC, IB, USP).



Maria (conectado/ 1,70ha)



Tereza (isolado/ 1,97 ha)



Alcides (conectado/ 4,46ha)



Carmo Messias (isolado/ 5,51ha)



Luíza (conectado/ 3,30ha)



Dito (isolado/ 4,97ha)

Figura 2 – Imagens dos fragmentos estudados na região de Cotia/ Ibiúna, SP, identificados pelo nome do proprietário, com informações da área e se são conectados ou isolados (LEPaC, IB, USP).

Espécie Estudada

A espécie estudada foi *Psychotria suterella* Müll. Arg. (Rubiaceae, Figura 3), que apresenta hábito arbustivo-arbóreo, alcançando até 7 m de altura, típica de sub-bosque e freqüentemente encontrada nos fragmentos da região, em alta densidade (obs. pessoal). Trata-se de uma espécie ornitocórica, heterostílica, auto-incompatível e dependente de polinizadores para formação de frutos e sementes (Lopes 2002). Os principais polinizadores são abelhas do gênero *Bombus*, borboletas e beija-flores (Lopes 2002). A floração ocorre de janeiro a março e a frutificação de setembro a maio (Lopes com. pess.). Logo após a floração os frutos se desenvolvem e permanecem verdes por mais de 8 meses (Lopes com. pess.). Há evidências de reprodução vegetativa para esta espécie, sendo a produção de clones feita exclusivamente por estolões (Figura 4).



Figura 3 - Indivíduo jovem de *Psychotria suterella*.



Figura 4 - Indivíduos provenientes de propagação clonal. As setas indicam os estolões enraizados.

Referências Bibliográficas

- ALMEIDA, E.M. & ALVES, M.A.S. 2000. Fenologia de *Psychotria nuda* e *P. brasiliensis* (Rubiaceae) em uma área de floresta atlântica no sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 14: 335-346.
- AMEZQUITA, P. 1998. Light environments affects seedling performance in *Psychotria aubletiana* (Rubiaceae), a tropical understory shrub. *Biotropica* 30:126-129.
- AUGSPURGER, C.K. 1983. Phenology, flowering synchrony, and fruit set of six Neotropical shrubs. *Biotropica* 15: 257-267.
- BACH, C.E., KELLY, D. & HAZLETT, B.A. 2005. Forest edges benefit adults, but not seedlings, of the mistletoe *Alepis flavida* (Loranthaceae). *Journal of Ecology* 93: 79-86.
- BEIER, P. & NOSS, F. 1998. Do habitat corridors provide connectivity? *Conservation Biology* 12: 1241-1252.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380-389.
- BROOKS, T. & BALNFORD, A. 1996. Atlantic forest extinctions. *Nature* 380: 115.
- BROWN, S. & LUGO, A.E. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- BRUNA, E.M. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402:139.
- BRUNA, E.M. 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia* 132: 235-243.
- BRUNA, E.M. 2003. Are plant populations in fragmented habitats recruitment limited? Tests with an Amazonian herb. *Ecology* 84: 932-947.
- BRUNA, E.M. & OLI, M.K. 2005. Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: life-table response experiments. *Ecology* 86: 1816-1824.
- COELHO, C.P. & BARBOSA, A.A.A. 2004. Biologia reprodutiva de *Psychotria poeppigiana* Müll. Arg. (Rubiaceae) em mata de galeria. *Acta Botanica Brasilica* 18: 481-489.
- CORDEIRO, N.J. & HOWE, H.F. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1733-1741.
- DIDHAM, R.K. 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia* 116: 397-406.
- DYER, L.A., GENTRY, D. & TOBLER, M.A. 2004. Fitness consequences of herbivory: Impacts on asexual reproduction of tropical rain forest understory plants. *Biotropica* 36: 68-73.
- FAHRIG, L. & MERRIAM, G. 1994. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology* 8: 50-59.
- FERREIRA, L.V. & LAURANCE, W.F. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonia. *Conservation Biology* 11: 797-801.
- GÁLVEZ, D. & PEARCY, R.W. 2003. Petiole twisting in the crowns of *Psychotria limonensis*: implications for light interception and daily carbon gain. *Oecologia* 135: 22-29.
- HAMILTON, C.W. 1989. A revision of Mesoamerican *Psychotria* subg. *Psychotria* (Rubiaceae). Part.1: Introduction and species. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 67-111.

- HARTSHORN, G.S. 1990. An overview of neotropical forest dynamics. In: Gentry, A.H. (ed.). Four neotropical rainforests, p. 585-599. Yale University Press, New Haven and London.
- HESCHEL, S.M. & PAIGE, K.N. 1995. Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in Scarlet Gilia (*Ipomopsis aggregata*). *Conservation Biology* 9: 126-133.
- HOBBS, R.J. & YATES, C.J. 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalizing the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany* 51: 471-488.
- 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 Ecology* 5:173-185.
- KINUPP, V.F. & MAGNUSSON, W.E. 2005. Spatial patterns in the understorey shrub genus *Psychotria* in central Amazonia: effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology* 21: 363-374.
- LANDE, R. 1988. Genetics and demography on biological conservation. *Science* 241: 1455-1460.
- LAURANCE, W.F. 2000. Do edge effects occur over large spatial scales? *Trends in Ecology and Evolution* 15: 134-135.
- LAURANCE, W.F., DELAMÔNICA, P., LAURANCE, S.G., VASCONCELOS, H.L. & LOVEJOY, T.E. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404: 836.
- LAURANCE W.F. & COCHRANE M.A. 2001. Synergistic effects in fragmented landscapes. Special section. *Conservation Biology* 15: 1488–1535.
- LOPES, L.E. 2002. Biologia reprodutiva de *Psychotria suterella* (Rubiaceae): efeitos da fragmentação de habitat e de conexão estrutural. Dissertação (Mestrado), Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Ecologia.
- MESQUITA, R., DELAMONICA, P. & LAURANCE, W.F. 1999. Effects of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 91: 129-134.
- METZGER, J.P. 1997. Relationships between landscape structure and tree species diversity in tropical forests of South-East Brazil. *Landscape and Urban Planning* 37: 29-35.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- MURPHY, H.T. & LOVETT-DOUST, J. 2004. Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: does the matrix matter? *Oikos* 105: 3-14.
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., FONSECA, G.A.B. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- PAZ, H., AZER, S.J. & MARTINEZ-RAMOS, M. 1999. Seed mass, seedling emergence, and environmental factors in seven rain forest *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* 80: 1594-1606.
- PAZ, H. & MARTINEZ-RAMOS, M. 2005. Comparative ecology of seed mass in *Psychotria* (Rubiaceae): within- and between-species effects of seed mass on early performance. *Functional Ecology* 19: 707-718.
- PEARCY, R.W., VALLADARES, F., WRIGHT, S.J. & PAULIS, E.L. 2004. A functional analysis of the crown architecture of tropical forest *Psychotria* species: do species vary in light capture efficiency and consequently in carbon gain and growth? *Oecologia* 139:163-177.

- RAMOS, F.N. & SANTOS, F.A.M. 2005. Phenology of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae) in Atlantic Forest fragments: regional and local scale. *Canadian Journal of Botany* 83: 1305-1316.
- RAMOS, F.N. & SANTOS, F.A.M. 2006. Floral visitors and pollination of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae): distance from the anthropogenic and natural edges of an Atlantic forest fragment. *Biotropica* (aceito).
- SCHULZE, C.H., WALTERT, M., KESSLER, P.J.A., PITOPANG, M., SHAHABUDDIN, VEDDELER, D., HLENBERG, M.M., GRADSTEIN, R., EUSCHNER, C., STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. 2004. Biodiversity indicator groups of tropical land-use systems: Comparing plants, birds, and insects. *Ecological Applications* 14: 1321-1333.
- SIZER N. & TANNER, E.V.J. 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. *Biological Conservation* 91: 135-142.
- SVENNING, J.C. & WRIGHT, S.J. 2005. Seed limitation in a Panamanian forest. *Journal of Ecology* 93: 853-862.
- TABARELLI M., MANTOVANI W. & PERES, C.A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biological Conservation* 91: 119-127.
- TABARELLI, M., SILVA, J.M.C. & GASCON, C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of Neotropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1419-1425.
- TEIXEIRA, L.A.G. & MACHADO, I.C. 2004. Biologia da polinização e sistema reprodutivo de *Psychotria barbiflora* DC. (Rubiaceae). *Acta Botanica Brasilica* 18: 853-862.
- VALLADARES, F., WRIGHT, S.J., LASSO, E., KITAJIMA, K. & PEARCY, R.W.. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. *Ecology* 81:1925-1936.
- WIENS, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- 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

Variações da abundância e estrutura de populações de *Psychotria suterella* Müll. Arg. em uma paisagem fragmentada de Mata Atlântica no sudeste do Brasil

Resumo

Existe muita variação no grau de sensibilidade de populações de plantas à diminuição de habitats naturais e poucos estudos em áreas com prioridade de conservação. Este estudo tem como objetivo testar se a descontinuidade e qualidade de habitats de Mata Atlântica afetam a abundância e estrutura de populações de uma espécie arbustiva comum de sub-bosque, *Psychotria suterella* (Rubiaceae). Foram amostradas nove populações dessa espécie em três áreas de floresta contínua, três fragmentos conectados e três fragmentos isolados em uma paisagem de Mata Atlântica fragmentada no estado de São Paulo. A densidade de indivíduos foi menor nos fragmentos isolados e aparentemente não é afetada pelo tamanho dos fragmentos, abertura do dossel e perturbação antrópica. As estruturas de tamanho foram diferentes entre algumas populações. As classes de tamanho parecem ser afetadas de forma diferente aos fatores analisados. Houve um aumento da proporção de indivíduos ≤ 100 cm e diminuição da proporção de indivíduos > 100 e ≤ 200 , quanto menor o fragmento, maior a abertura do dossel e o grau de perturbação antrópica. A proporção de indivíduos de maior tamanho parece não ser afetada. O fator que melhor explicou a variação da proporção de indivíduos menores que 200 cm de altura foi o grau de perturbação. Todas as populações apresentaram padrão espacial agrupado, exceto a população de um fragmento

isolado, que apresentou distribuição aleatória. A combinação de diferentes fatores pode alterar a abundância e estrutura de populações de *Psychotria suterella* e em situações extremas essas alterações podem ser negativas.

Palavras-chave: abundância, estrutura populacional, padrão espacial, fragmentação, *Psychotria suterella*, Mata Atlântica

Abstract

There is wide variation in the sensibility level of plant populations to the decrease of their natural habitats. There are also few studies in priority conservation areas. The objective of this study is to test if the discontinuity and quality of the Atlantic Rainforest affect the structure, allometric relations, dynamics, and seed germinability of the populations of a common understory species, *Psychotria suterella* (Rubiaceae). Nine populations of the species were sampled in three areas of continuous forests, three connected fragments, and three isolated fragments, in one landscape of fragmented Atlantic Rainforest in São Paulo State, southeastern Brazil. The density of individuals was smaller in the isolated fragments and apparently it was not affected by the size of the fragments, canopy openness, and anthropic disturbance. The size structures were different among some populations. The size classes seemed to be affected in different ways of analyzed factors. There was an increase in the proportion of individuals ≤ 100 cm and a decrease in the proportion of individuals > 100 and ≤ 200 cm. The smaller the fragment, bigger was the canopy openness and the anthropic disturbance. The proportion of bigger size individuals seemed not to be affected. The factor which best explains the variation on the proportion of individuals smaller than 200 cm high was the disturbance level. All the populations

presented clustered spatial pattern, except from the population of an isolated fragment, which presented random distribution. The combination of different factors may alter the abundance and structure of *Psychotria suterella* populations. In extreme situations these alterations may be negative.

Introdução

Estudos populacionais em escala regional podem descrever a variação da abundância de uma espécie e da sua sobrevivência, considerando modelos de metapopulações e de ecologia de paisagens (Murphy & Lovett-Doust 2004). Uma questão crítica na biologia da conservação seria como a perda e descontinuidade de habitats naturais afetam a persistência de populações de plantas e animais (Gibbs 2001).

A diminuição do habitat e conseqüente fragmentação de florestas podem levar à diminuição e isolamento de populações, que ficariam mais propensas à extinção. O elevado risco de extinção está relacionado a maior estocasticidade demográfica, genética e ambiental que afetam mais severamente populações de tamanho reduzido (Lande 1998, Groom 2001, Young *et al.* 1996). Porém, esta estocasticidade varia entre espécies e populações de plantas devido a diferenças no ciclo de vida, dependência de sementes para o recrutamento (especificidade de polinizadores e dispersores) e sensibilidade a alterações ambientais (Hobbs & Yates 2003).

As alterações ambientais de habitats fragmentados podem ser causadas por diversos fatores relacionados principalmente à matriz não florestal do entorno e efeito de borda (Laurance & Cochrane 2001). As características da ocupação do entorno de fragmentos (matriz) podem afetar a sobrevivência de populações, por variações na frequência e intensidade de intervenções humanas como caça, extração e fogo (Laurance & Cochrane

2001, ver Tabarelli *et al.* 2004). O efeito de borda é caracterizado por alterações bióticas e abióticas na zona de fronteira entre o fragmento e a matriz não florestal, pelo aumento do fluxo de radiação, fluxo de água, e maior intensidade de ventos (Kapos 1989, Kapos *et al.* 1997, Murcia 1995, Jules 1998). O efeito dessas alterações na comunidade e populações de plantas já foi relativamente bem documentada (Jules 1998, Ferreira & Laurance 1997, Kapos *et al.* 1997, Benitez-Malvido 1998, Bruna 1999, Mesquita *et al.* 1999, Tabarelli *et al.* 1999, Sizer & Tanner 1999, Laurance *et al.* 2000, Bruna 2002, Cordeiro & Howe 2001, Bach *et al.* 2005), porém alterações ligadas à interferência da ocupação do entorno ainda são pouco compreendidas.

A estrutura de tamanho e espacial de populações de plantas podem refletir processos de mortalidade, sobrevivência e crescimento em diferentes situações ambientais (Sturner *et al.* 1986, Crawley 1997, Jules 1998, Péliissier 1998, Forget *et al.* 1999, Bruna & Kress 2002, Souza & Martins 2002, Fonseca *et al.* 2004). Assim, alterações na paisagem, como a fragmentação, podem levar a diferenças estruturais de populações, com conseqüências em sua viabilidade (Jules 1998). Alguns estudos analisaram a variação quantitativa da estrutura de tamanho de populações de plantas em paisagens fragmentadas (Jules 1998, Bruna & Kress 2002), porém são poucos os estudos relativos à estrutura espacial, que seriam um indicativo importante de alterações causadas por eventos passados (Hutchings 1997, Souza & Martins 2002, Fonseca *et al.* 2004).

Estudos em Mata Atlântica são particularmente relevantes pela prioridade de conservação associada ao grande endemismo, diversidade de organismos e pelo histórico de intensa perda de habitats (Myers *et al.* 2000).

Para melhor compreensão dos fatores que podem levar a alterações populacionais de plantas em paisagens fragmentadas, este estudo se propõe a responder as seguintes

questões: 1) existem variações da densidade e estrutura de populações de *Psychotria suterella* em uma paisagem fragmentada de Floresta Atlântica? 2) como a descontinuidade e diminuição do tamanho de habitats, assim como a heterogeneidade ambiental, medida a partir de variações da disponibilidade de luz e grau de perturbação, afetam a estrutura e tamanho dessas populações? 3) As classes de tamanho respondem de forma diferente a esses fatores?

Material e Métodos

Área de Estudo

A área do estudo localiza-se entre os municípios de Cotia e Ibiúna, estado de São Paulo (23°35'S a 23°50'S; 46°45'W a 47°15'W), em paisagem caracterizada por uma floresta contínua (Reserva Florestal do Morro Grande) e fragmentos florestais em estágio secundário (Figura 1). A altitude da região varia de 850 m a 1.100 m. O clima é do tipo Cwa (Köppen 1948), temperado e chuvoso. As médias máximas de temperatura são de 27°C e as mínimas são de 11°C (SABESP 1997). A média pluviométrica anual é de aproximadamente 1.400 mm, com meses frios e secos de abril a agosto. A vegetação da região pode ser classificada como “Floresta Ombrófila Densa baixo Montana” (Oliveira-Filho & Fontes 2000), sendo uma transição entre Floresta Ombrófila Densa e Floresta Estacional Semidecidual. A floresta do Morro Grande é composta por um mosaico de florestas em diferentes estádios de sucessão, com 9.400 ha. Na região oeste da Reserva existe uma paisagem fragmentada dominada por áreas abertas, caracterizadas por campos agrícolas (33% de cobertura), construções rurais e áreas urbanas (15%), vegetação natural em estádios iniciais de regeneração (10%), florestas secundárias (31%) e plantações de eucalipto (7%, Metzger & Simonetti 2003).

O estudo foi desenvolvido em três fragmentos pequenos isolados: Teresa, Dito e Carmo Messias (Te, Dit e CM respectivamente); três fragmentos pequenos conectados a fragmentos maiores: Maria, Luíza e Alcides (Ma, Lu e Al), e três áreas dentro da Reserva Florestal do Morro Grande (MGA, MGB e MGC, Figura 1). Os fragmentos foram identificados pela abreviação do nome dos proprietários ou responsáveis. Tanto as áreas amostradas nos fragmentos como na floresta contínua são compostas por florestas secundárias, com tempo aproximado de intervenções antrópicas entre 50 e 80 anos (Pardini *et al.* 2005).

Espécie Estudada

A espécie estudada foi *Psychotria suterella* Müll. Arg. (Rubiaceae), que apresenta hábito arbustivo-arbóreo, alcançando até 7 m de altura, típica de sub-bosque e freqüentemente encontrada em fragmentos da região, em grande densidade. Trata-se de uma espécie ornitocórica (Rossi 1994), heterostílica, auto-incompatível e dependente de polinizadores para formação de frutos e sementes (Lopes 2002). Os principais polinizadores são abelhas do gênero *Bombus*, borboletas e beija-flores (Lopes 2002). A floração ocorre de janeiro a março e a frutificação de setembro a maio (Lopes com. pess.). Logo após a florada os frutos se desenvolvem e permanecem verdes por mais de 8 meses (Lopes com. pess.). Ocorre propagação vegetativa para esta espécie, sendo a produção de clones feita exclusivamente por estolões.

Coleta de Dados

Os dados foram obtidos em parcelas de 0,5 ha (50 x 100m) estabelecidas em seis fragmentos e em três áreas localizadas no interior da floresta contínua do Morro Grande

(Figura 1). Todos os indivíduos de *P. suterella* em 2001 foram marcados e numerados e foram tomadas medidas de altura. As parcelas foram divididas em 20 sub-parcelas de 10 x 25 m, para cálculo de densidade.

Para análise do padrão espacial, todos os indivíduos maiores que 1m de altura foram mapeados por triangulação com os vértices da sub-parcela (geralmente os mais próximos ao indivíduo). Foi utilizado o programa MAPA (Flavio A. M. Santos, DBT, IB, UNICAMP) para obtenção das coordenadas dos indivíduos.

Foram tiradas fotos hemisféricas, em 2003, para estimativa da abertura do dossel. Para as fotos foi utilizada uma câmera digital Coolpix Nikon 5.000, com lente olho de peixe 8mm. A câmera foi fixada no solo por um tripé a 1,5 m do solo, alinhada por um nivelador e posicionada para o norte magnético. Essas medidas foram feitas a cada 10 m a partir de 5m da borda da parcela, totalizando 40 pontos de amostragem em cada parcela de 0,5 ha.

O grau de perturbação antrópica (GP) foi estimado através de observações de indícios recentes da presença de fogo, lixo, gado/cavalo, caça, extração (corte) de árvores, clareiras antrópicas, trilhas, bosqueamento, reflorestamento com espécies exóticas e fornos antigos de carvão. As observações foram feitas ao longo de um transecto de 130 x 10 m estabelecidas em cada uma das áreas (Alves & Metzger dados inéditos). Essas variáveis foram selecionadas pois representam as atividades antrópicas mais freqüentes na região. Foram atribuídos valores de intensidade de 0 a 1 para cada variável categórica. A partir da média da soma dos valores de cada variável, foi calculado o índice de perturbação que pode variar de 0 a 1. Valores próximos a 1 representam alto grau de perturbação.

Análise de Dados

A densidade de indivíduos de *P. suterella*, em cada área amostrada, foi estimada pela média (e respectivo desvio padrão) do número de indivíduos nas sub-parcelas (10 x 25m).

Para verificar diferenças na densidade de indivíduos entre as áreas amostradas e considerando o grau de isolamento (populações isoladas, conectadas e em floresta contínua), foram realizadas análises de variância (ANOVA) e teste Tukey *a posteriori* (Zar 1996). As densidades foram transformadas em log (x+1) e testadas a homogeneidade entre as variâncias (Teste de Levene) e normalidade (Teste de Kolmogorov-Smirnov).

Para análise das fotos hemisféricas foi utilizado o programa Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer *et al.* 1999). Em cada imagem foram feitos ajustes de tonalidade por três pessoas devido à presença de pontos falso-claros (reflexos em troncos e folhagens). A porcentagem de abertura do dossel final de cada ponto foi calculada pela média dos valores obtidos. As médias de porcentagens de abertura do dossel por área amostrada, transformadas em arcosseno da raiz quadrada da proporção, foram comparadas por análise de variância, e teste Tukey *a posteriori* (Zar 1996).

Para análise comparativa da estrutura de tamanho (altura) entre as populações, foram calculados os coeficientes de Gini (G) e coeficientes de Gini médios (Gm) (Hutchings 1997), este último calculado pelo teste de “Bootstrap” com 1.000 repetições (Weiner & Solbrig 1984), onde:

$$G = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n [y_i - y_j] / (2 * n^2 * \bar{y})$$

Sendo n o número de indivíduos e y a altura dos indivíduos (Damgaard & Weiner 2000).

Os valores de G para cada população foram comparados por “Bootstrap” (1.000 repetições). Os cálculos foram feitos utilizando o programa WINGINI 1.0 (Flavio A. M. Santos, IB, UNICAMP, 1994).

O padrão espacial dos indivíduos de *P. suterella* em cada fragmento foi analisado através da função K de Ripley (Ripley 1977), que considera as distâncias entre todos os pares de indivíduos na área de estudo, sendo uma função de distribuição cumulativa das distâncias entre todos os indivíduos (Penttinen *et al.* 1992, Moeur 1993). Em processos espaciais completamente aleatórios, K(d) é igual à área do círculo de raio r ($K(d) = \pi * r^2$). Para facilitar a visualização dos desvios da aleatoriedade, foram construídos gráficos cujas abscissas representam a distância r e as coordenadas a seguinte transformação da função K:

$$L(d) = [K(d) / \pi]^{1/2} - d$$

Onde: L (d) é o desvio da completa aleatoriedade espacial; K(r) é o valor da função K e d é a distância entre pares de indivíduos. O cálculo de L(d) assim como a construção de envelopes de confiança (Bootstrap com 1.000 repetições) foram realizados no programa SPPA 2.0.3 (Haase 2004).

Os indivíduos foram classificados em classes de altura (cm) para as análises de estrutura de tamanho e variáveis ambientais. Os indivíduos foram separados nas seguintes classes de altura: ≤ 100 cm; $>100 - \leq 200$ cm; $>200 - \leq 300$ cm e $> 300 - \leq 400$ cm e > 400 cm, pois não foi possível definir características ontogenéticas para separação em estádios. Para testar possíveis relações entre as variáveis populacionais (dependentes), como número de indivíduos e proporção de indivíduos por classe de tamanho, e as variáveis ambientais (independentes) como porcentagem de abertura do dossel, grau de perturbação e tamanho dos fragmentos (em ha), foram utilizados modelos simples de regressão linear. Modelos de regressões múltiplas foram utilizados para verificar qual variável independente

representava maior contribuição nos padrões encontrados. Os dados apresentados na forma de proporção (que variam de 0 a 1), como abertura do dossel, proporção de indivíduos em classes de altura e grau de perturbação, foram transformados em arcosseno da raiz quadrada da proporção (Zar 1996).

Resultados

Foram amostrados 5.354 indivíduos de *Psychotria suterella*. Houve grande variação no número de indivíduos entre as áreas, sendo uma das populações (Te) mais de 12 vezes menor do que a população com maior número de indivíduos (MGA, Tabela 1).

A densidade de indivíduos foi menor nos fragmentos isolados (800 ± 800 ind./ha), quando comparada à densidade das populações de floresta contínua (1600 ± 1280 ind./ha) e fragmentos conectados (1200 ± 1240 ind./ha; ANOVA: $F = 7,23$; $gl = 2$; $p < 0,001$, Teste Tuckey: $p < 0,05$), ocorrendo grande variação de densidade entre as populações dentro de cada categoria (ANOVA: $F = 23,79$; $gl = 8$; $p < 0,001$; Teste Tuckey: $p < 0,05$; Figura 2).

A porcentagem de abertura do dossel diferiu entre as áreas (Anova: $F = 38,54$; $gl = 8$; $p < 0,001$; Figura 3). As áreas de floresta contínua apresentaram valores intermediários de abertura do dossel, enquanto nos fragmentos ocorreram extremos de maiores e menores aberturas do dossel (Figura 3).

Não houve relação significativa entre o tamanho dos fragmentos e o número de indivíduos das populações ($r^2 = 0,62$; $p > 0,05$). Também não existiram relações significativas, entre a porcentagem de abertura do dossel ($r^2 = 0,13$; $p > 0,05$) e o grau de perturbação antrópica ($r^2 = 0,25$; $p > 0,05$) de cada área, com o número de indivíduos das populações. As estruturas de tamanho foram diferentes entre algumas populações (Figura 4). De forma geral, as populações apresentaram dois tipos de distribuição de altura (Tabela

2). CM, MGB e MGC apresentaram menores valores do coeficiente de Gini médio, o que indica menor hierarquia na distribuição das alturas dos indivíduos, com proporção de indivíduos pequenos menos desigual em relação a indivíduos maiores do que das outras populações.

As populações em fragmentos conectados apresentaram estruturas de tamanho similares, com maior proporção de indivíduos de menor tamanho. Já os fragmentos isolados apresentaram grande variação na estrutura, assim como nas áreas da floresta contínua, apesar de duas áreas apresentarem menor proporção de indivíduos de menor tamanho (Tabela 2).

O tamanho dos fragmentos parece influenciar a estrutura das populações. Quanto maior a área, menor a proporção de indivíduos com até 100 cm de altura, e maior a proporção de indivíduos > 100 e ≤ 200 cm (Figura 5). Não houve relações significativas para alturas acima de 200 cm ($p > 0,05$).

A estrutura de tamanho das populações parece estar relacionada à abertura de dossel. Quanto maior a abertura do dossel, maior a proporção de indivíduos com até 100 cm de altura na população, e menor a proporção de indivíduos com altura > 100 e ≤ 300 cm (Figura 6). Não houve relações significativas para alturas acima de 300 cm ($p > 0,05$).

O grau de perturbação antrópica parece também afetar a estrutura de tamanho. Quanto maior o grau de perturbação de uma área, maior a proporção de indivíduos de até 100 cm de altura, e menor a proporção de indivíduos > 100 até 300 cm de altura (Figura 7). Não houve relações significativas para alturas acima de 300 cm ($p > 0,05$).

O fator que melhor explicou a variação da proporção de indivíduos menores que 200 cm de altura foi o grau de perturbação ($r^2 = 0,64$, $p < 0,03$). Para alturas maiores que 200 cm, não foi detectada contribuição de nenhum dos fatores analisados ($p > 0,05$).

Todas as populações apresentaram padrão espacial agrupado em todas as escalas, exceto a população do fragmento Te, que apresentou distribuição aleatória, com distribuição agrupada apenas em distâncias de 12 a 18 m entre os indivíduos (Figura 8). A população do fragmento Ma apresentou os maiores valores de agrupamento, ou seja, a densidade dos grupos foi maior do que em outras áreas amostradas (Figura 8).

Discussão

Diferentes fatores combinados, como área (tamanho dos fragmentos), descontinuidade de habitats, grau de perturbação e disponibilidade de luz parecem atuar na variação da abundância e estrutura de populações de *P. suterella* na paisagem.

Foi encontrada grande heterogeneidade dentro da floresta contínua, nos fragmentos isolados e conectados, mas o isolamento foi o único fator de diminuição do tamanho populacional. Em estudo similar realizado em fragmentos da Amazônia, com uma espécie herbácea de sub-bosque, Bruna & Kress (2002) não encontraram diferenças no tamanho populacional entre floresta contínua e fragmentos de diferentes tamanhos. A variação de densidade entre populações pode estar relacionada a variações do substrato, luz e fatores ambientais (Horvitz & Schemske 1995, Bruna & Kress 2002).

Se analisados conjuntamente, os extremos de abertura do dossel, tamanho do fragmento e grau de perturbação estão relacionados a grandes alterações no tamanho das populações. As menores populações estão em fragmentos menores, com maior grau de perturbação antrópica e maior abertura do dossel. Isso indica que a combinação desses fatores pode levar à diminuição populacional de *P. suterella*.

Algumas populações apresentaram diferenças na estrutura de tamanho, não associadas apenas à descontinuidade do habitat, mas a outros fatores ambientais.

A proporção de indivíduos em diferentes classes de tamanho foi afetada pela diminuição e isolamento do habitat, porém o grau de perturbação foi o fator de maior impacto para a estrutura. Indivíduos de menor tamanho responderam de forma diferente aos fatores analisados. A proporção de indivíduos ≤ 100 cm diminuiu com o aumento do tamanho do fragmento e aumentou com a maior abertura do dossel e grau de perturbação. Já a proporção dos indivíduos entre 100 e 200 cm, e em alguns casos até 300 cm, parecem ser afetados de forma oposta. A proporção de indivíduos maiores que 300 cm foi indiferente às variações ambientais das áreas. Bruna & Kress (2002) encontraram maior proporção de indivíduos jovens e menor proporção de adultos em fragmentos, comparando à floresta contínua, e relacionaram a maior mortalidade de adultos e maior recrutamento de jovens em situação de pós-isolamento. No presente estudo, a taxa de ingresso e mortalidade de adultos foi muito variável entre as populações, o que não poderia explicar tal padrão (Capítulo 3).

A distribuição espacial dos indivíduos foi relativamente homogênea na maioria das áreas, com distribuição agrupada em todas as escalas. Um dos padrões espaciais mais comuns observados em espécies de sub-bosque foi o agrupado (eg. Mouer 1997) e pode ser resultado em menor escala de propagação vegetativa, que é freqüente em *Psychotria suterella*. Outros fatores podem estar associados ao agrupamento, como a dispersão limitada, heterogeneidade ambiental e especialização em microhabitats (Sternier *et al.* 1986, Péliissier 1998, Forget *et al.* 1999, McDonald *et al.* 2003, Fonseca *et al.* 2004, Souza & Martins 2004). Uma das áreas (Ma) apresentou maior densidade de grupos, o que pode indicar que a intensidade de processos que levam ao agrupamento foi diferente, como por exemplo um maior nível de propagação vegetativa, distúrbios severos (McDonald 2003) e aumento da intensidade de luz no sub-bosque (Grau 2000, Fonseca *et al.* 2004).

Uma única população, Te, apresentou distribuição espacial aleatória, diferente das demais. Este padrão poderia ser resultado da baixa densidade de indivíduos na população. Porém, áreas como MGC e Ma, com densidades similares, não apresentaram o mesmo padrão de distribuição. Esta área (Te) apresentou a maior média de abertura do dossel, maior grau de perturbação antrópica, tamanho reduzido (< 2ha) e é isolada. Provavelmente, a distribuição aleatória observada nessa população pode ser reflexo da soma desses fatores. Eventos passados de distúrbios severos podem ter levado à diminuição dos agrupamentos, pela grande mortalidade de indivíduos, e redução da regeneração, mesmo que por propagação vegetativa. Como foram analisados apenas indivíduos maiores que 100 cm de altura, a distribuição aleatória pode estar relacionada a eventos passados de distribuição randômica da dispersão ou de alterações da estrutura da paisagem (Münzbergová 2004).

Lopes (2002) estudando o sucesso reprodutivo dessa espécie no mesmo local, observou maior sucesso na fertilização e frutificação em áreas conectadas, indicando “benefício” relacionado à alteração do habitat. Porém, outras etapas da reprodução não responderam às diferenças estruturais da paisagem (Lopes 2002). Já Ramos & Santos (2006) não observaram diferenças na produção de frutos e sementes para uma espécie do mesmo gênero em uma comparação entre bordas e interior de uma floresta fragmentada de Mata Atlântica. No presente estudo, a combinação de efeitos extremos da fragmentação, como isolamento de populações, tamanho reduzido de fragmentos e alterações ambientais relacionadas a maior abertura do dossel e maior grau de perturbação antrópica, levaram à diminuição do tamanho das populações e alterações na estrutura populacional. Provavelmente, efeitos de alterações do habitat para a espécie e possivelmente para o gênero, sejam diferentes ou ausentes conforme o parâmetro demográfico analisado.

Referências Bibliográficas

- BACH, C.E., KELLY, D. & HAZLETT, B.A. 2005. Forest edges benefit adults, but not seedlings, of the mistletoe *Alepis flavida* (Loranthaceae). *Journal of Ecology* 93: 79–86.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380–389.
- BRUNA, E.M. 1999. Biodiversity: Seed germination in rainforest fragments. *Nature*, 402: 139.
- BRUNA, E.M. 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia* 132: 235-243
- BRUNA, E.M. & KRESS, W.J. 2002. Habitat fragmentation and the demographic structure of an Amazonian understory herb (*Heliconia acuminata*). *Conservation Biology* 16: 1256-1266
- CORDEIRO, N.J. & HOWE, H.F. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1733-1741.
- DAMGAARD, C. & WEINER, J. 2000. Describing inequality in plant size or fecundity. *Ecology*, 81: 1139-1142.
- FERREIRA, L.V. & LAURANCE, W.F. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonia. *Conservation Biology* 11: 797 -801.
- FONSECA, M.G., MARTINI, A.M.Z. & SANTOS, F.A.M. 2004. Spatial structure of *Aspidosperma polyneuron* in two semi-deciduous forests in Southeast Brazil. *Journal of Vegetation Science* 15: 41-48.
- FORGET, P.M., MERCIER, F. & COLLINET, F. 1999. Spatial patterns of two rodent-dispersed rain forest trees *Carapa procera* (Meliaceae) and *Vouacapoua americana* (Caesalpiniaceae) at Paracou, French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 15: 301-313.
- FRAZER, G.W., CANHAM, C.D. & LERTZMAN, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- GIBBS, J.P. 2001. Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. *Biological Conservation* 100: 15-20
- GRAU, H.R. 2000. Regeneration patterns of *Cedrella lilloi* (Meliaceae) in northwestern Argentina subtropical montane forests. *Journal of Tropical Ecology* 16: 227-242.

- GROOM, M. 2001. Consequence of subpopulation isolation for pollination, herbivory, and population growth in *Clarkia concinna concinna* (Onagraceae). *Biological Conservation* 100: 53-63.
- HAASE, P. 2004. SPPA Version 2.0.3. <http://home.t-online.de/home/haasep/sppaload.htm>.
- HOBBS, R.J. & YATES, C.J. 2003. Impacts of ecosystem fragmentation on plant populations: generalizing the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany* 51: 471-488.
- HORVITZ, C.C. & SCHEMSKE, D.W. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155-192.
- HUTCHINGS, M.J. 1997. The structure of plant populations. In: Crawley, M.J. (ed). *Plant ecology*, pp. 325-358. Blackwell Scientific, Oxford, UK.
- 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 Ecology* 5: 173-185.
- KAPOS, V., WANDELLI, E., CAMARGO, J.L. & GANADE, G. 1997. Edge-related changes in environmental and plants responses due to forest fragmentation in central Amazonia. In *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities* (W.F. Laurance & R.O. Bierregaard, eds.). University of Chicago Press, Chicago, p.33-44
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia*. Ed. Fondo Cultura Economica, Mexico City.
- LANDE, R. 1998. Genetics and demography on biological conservation. *Science* 241: 1455-1460.
- LAURANCE W.F., DELAMÔNICA, P., LAURANCE, S.G., VASCONCELOS H.L. & LOVEJOY, T.E. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404: 836.
- LAURANCE, W.F. & COCHRANE, M.A. 2001. Synergetic effects in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 15: 1488-1489.
- LOPES, L.E. 2002. *Biologia reprodutiva de Psychotria suterella* (Rubiaceae): efeitos da fragmentação de habitat e de conexão estrutural. Dissertação (Mestrado), Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Ecologia.
- MCDONALD, R.I., PEET, R.K. & URBAN, D.L. 2003. Spatial pattern of *Quercus* regeneration limitation and *Acer rubrum* invasion in a Piedmont forest. *Journal of Vegetation Science* 14: 441-450.

- MESQUITA, R., DELAMONICA, P. & LAURANCE, W.F. 1999. Effects of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 91: 129-134.
- METZGER, J. P. & SIMONETTI, C. 2003. Estrutura da paisagem em Caucaia do Alto. Anexo I. In: Metzger, J. P. Conservação da Biodiversidade em Paisagens Fragmentadas no Planalto Atlântico de São Paulo. III Relatório Anual FAPESP (Programa BIOTA/FAPESP, Processo N° 99/05123-4).
- MOEUR, M. 1993. Characterising spatial patterns of trees using stem-mapped data. *Forest Science*, 39: 756-775.
- MOEUR, M. 1997. Spatial models of competition and gap dynamics in old-growth *Tsuga heterophylla*-*Thuja plicata* forests. *Forest Ecology and Management* 94: 175-186.
- MÜNZBERGOVÁ, Z. 2004. Effect of spatial scale on factors limiting species distributions in dry grassland fragments. *Journal of Ecology* 92: 854-867.
- MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10: 58-62.
- MURPHY, H.T. & LOVETT-DOUST, J. 2004. Context and connectivity in plant metapopulations and landscape mosaics: does the matrix matter? *Oikos* 105: 3-14.
- 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.T. & FONTES, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.
- PARDINI, R., SOUZA, S.M., BRAGA-NETO, R. & METZGER, J.P. 2005. The role of forest structure, fragment size and corridors in maintaining small mammal abundance and diversity in an Atlantic forest landscape. *Biological Conservation* 124 : 253-266.
- PÉLISSIER, R. 1998. Tree spatial patterns in three contrasting plots of a southern Indian tropical moist evergreen forest. *Journal of Tropical Ecology* 14: 1-16.
- PENTTINEN, A., STOYAN, D. & HENTTONEN, H.M. 1992. Marked point process in forest statistics. *Forest Science*, 38: 806-824.
- RAMOS, F.N. & SANTOS, F.A.M. 2006. Floral visitors and pollination of *Psychotria tenuinervis* (Rubiaceae): distance from the anthropogenic and natural edges of an Atlantic forest fragment. *Biotropica* (aceito).
- RIPLEY, B.D. 1977. Modeling spatial pattern. *Journal of the Royal Statistical Society*, 39: 172-212.

- ROSSI, L. 1994. A flora arbórea-arbustiva da Mata da Reserva da Cidade Universitária "Armando de Salles Oliveira" (São Paulo, Brasil). Boletim do Instituto de Botânica, 9, 1-105
- SABESP. 1997. Programa de Conservação do Sistema Cotia. Relatório Conclusivo (tomo 3): Avaliação Ambiental. SABESP/Fundação Brasileira para o Desenvolvimento Sustentável, São Paulo.
- SIZER, N. & TANNER, E.V.J. 1999. Responses of woody plant seedlings to edge formation in a lowland tropical rainforest, Amazonia. Biological Conservation 91: 135-142.
- 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. Microsite specialization and spatial distribution of *Geonoma brevispatha*, a clonal palm in south-eastern Brazil. Ecological Research 19: 521-532.
- STERNER, R.W., RIBIC, C.A. & SCHATZ, G.E. 1986. Testing for life historical changes in spatial patterns of four tropical tree species. Journal of ecology 74: 621-633.
- TABARELLI M., MANTOVANI W. & PERES, C.A. 1999. Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. Biological Conservation 91: 119-127.
- TABARELLI, M., SILVA, J.M.C. & GASCON, C. 2004. Forest fragmentation, synergisms and the impoverishment of Neotropical forests. Biodiversity and Conservation, 13: 1419-1425.
- YOUNG, A., BOYLE, T. & BROWN, T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. Trends in Ecology and Evolution 11: 413-418.
- ZAR, J.H. 1996. Biostatistical analysis. (Second edition). Prentice Hall, New Jersey.

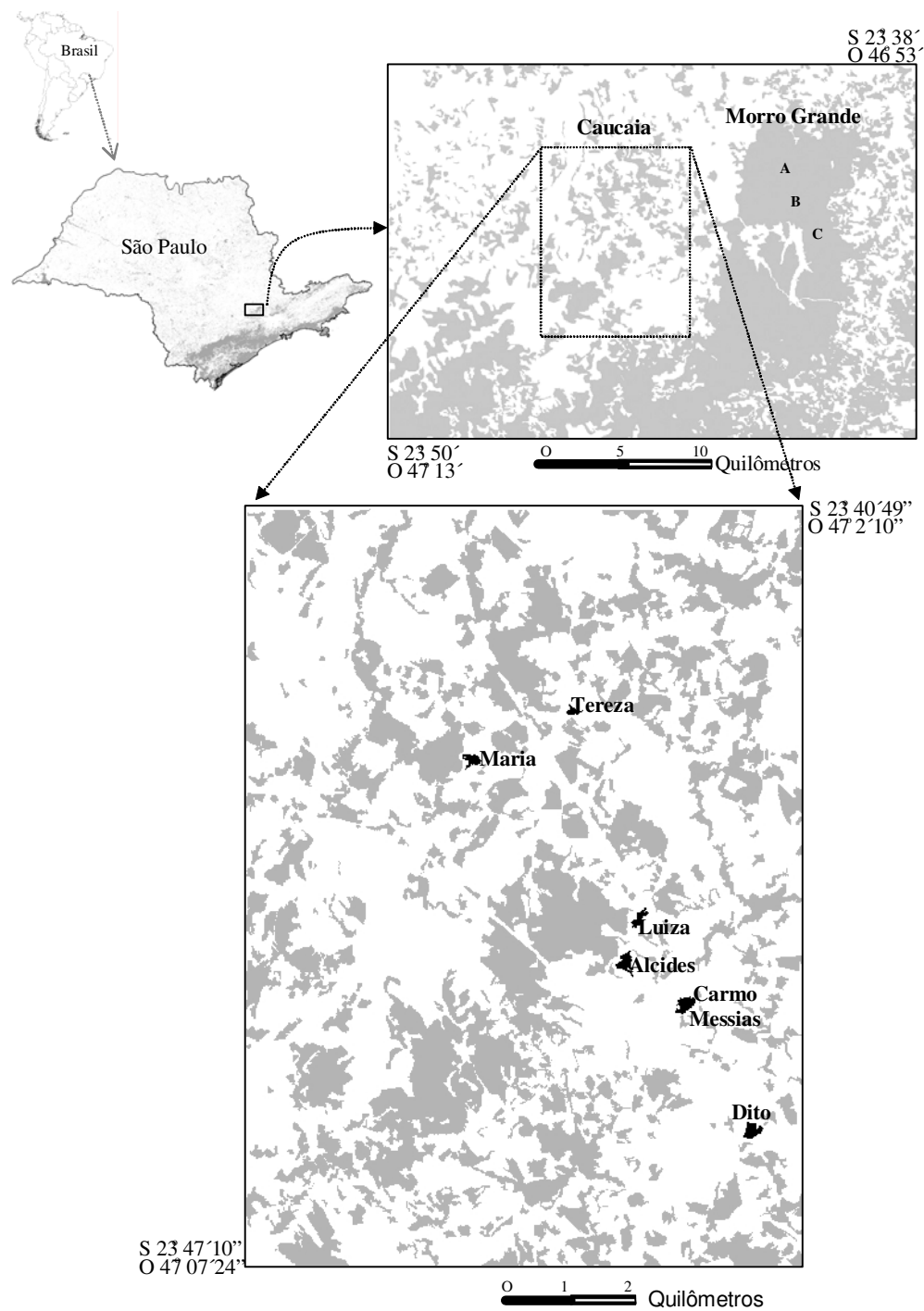


Figura 1 - Mapa da região de Ibiuna/Cotia, com destaque para as áreas amostradas na Reserva do Morro Grande (A, B e C), e a região dos fragmentos (Fonte: LEPaC, IB, USP)).

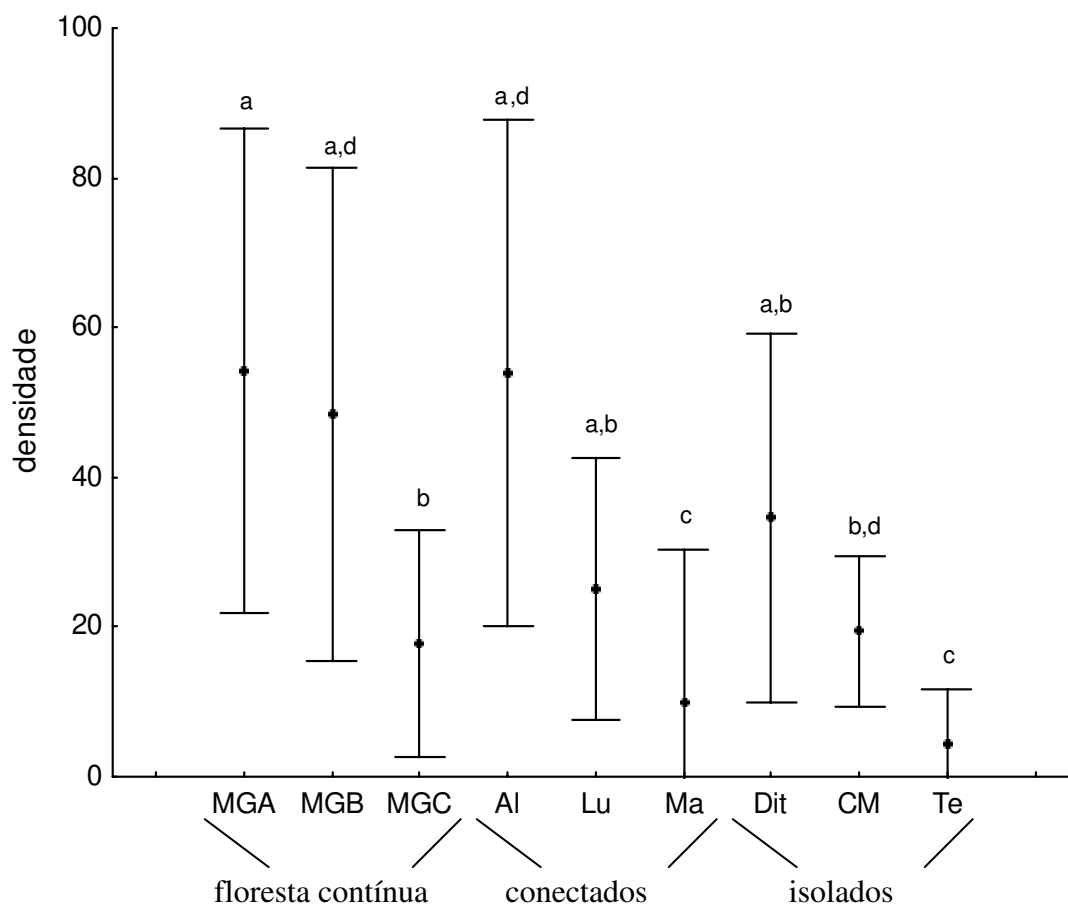


Figura 2 - Médias da densidade de indivíduos das populações de *Psychotria suterella*.
(Média: circunferências preenchidas, desvio padrão: linhas verticais). Letras diferentes indicam diferença significativa entre as densidades entre as áreas (Teste Tukey, $p < 0,05$).

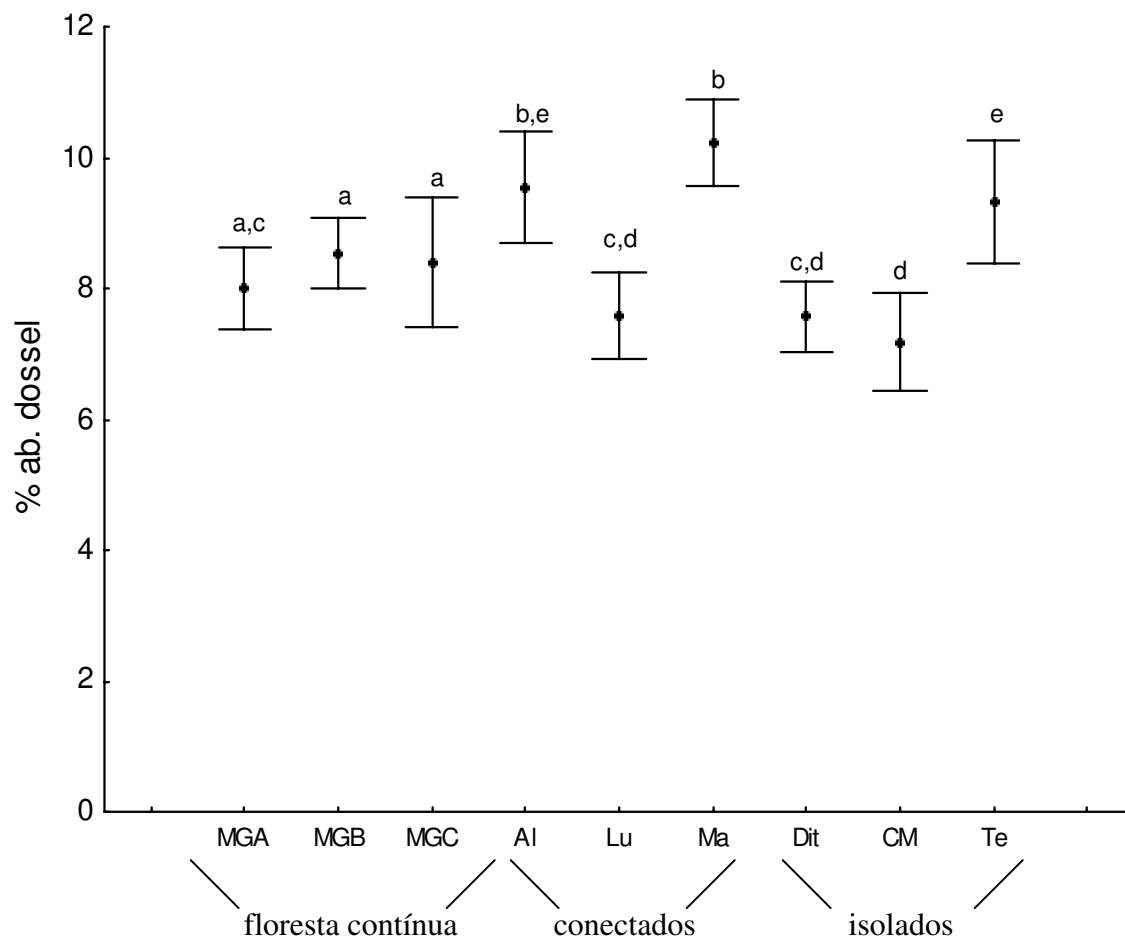


Figura 3 - Variação da porcentagem de abertura do dossel nas áreas amostradas (Média: circunferências preenchidas, desvio padrão: linhas verticais). Letras diferentes indicam diferença significativa na abertura do dossel entre as áreas (Teste Tukey, $p < 0,05$).

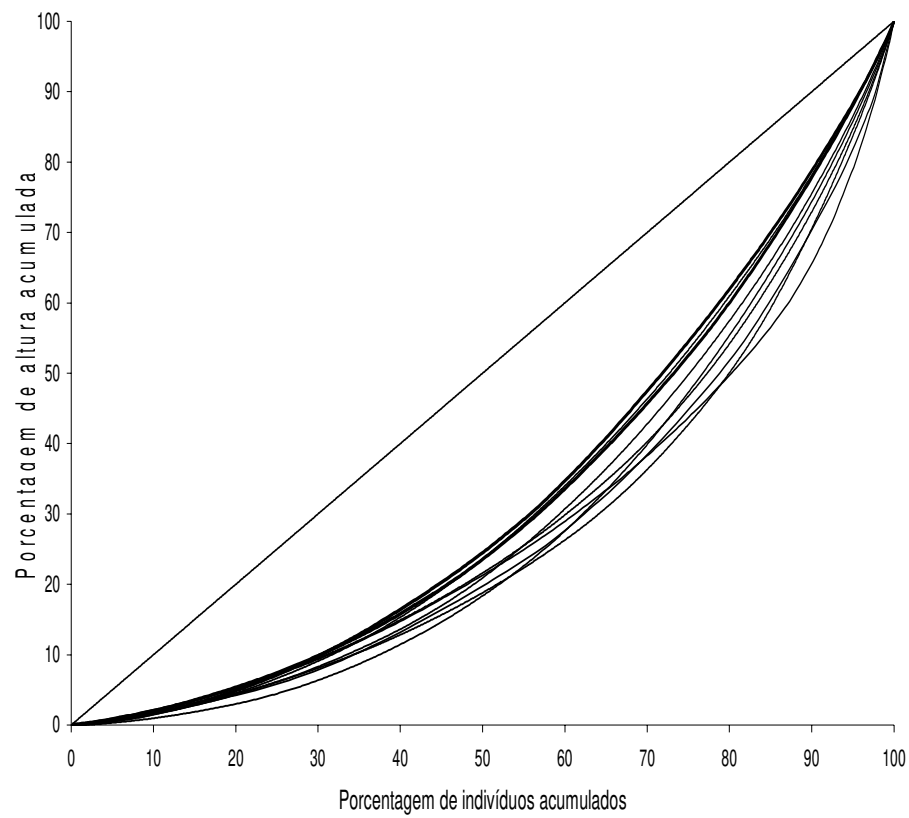


Figura 4 - Curvas de Lorenz (Weiner & Solbrig 1984) das populações de *P. suterella*. As curvas em negrito diferem das demais (Bootstrap $p < 0,05$).

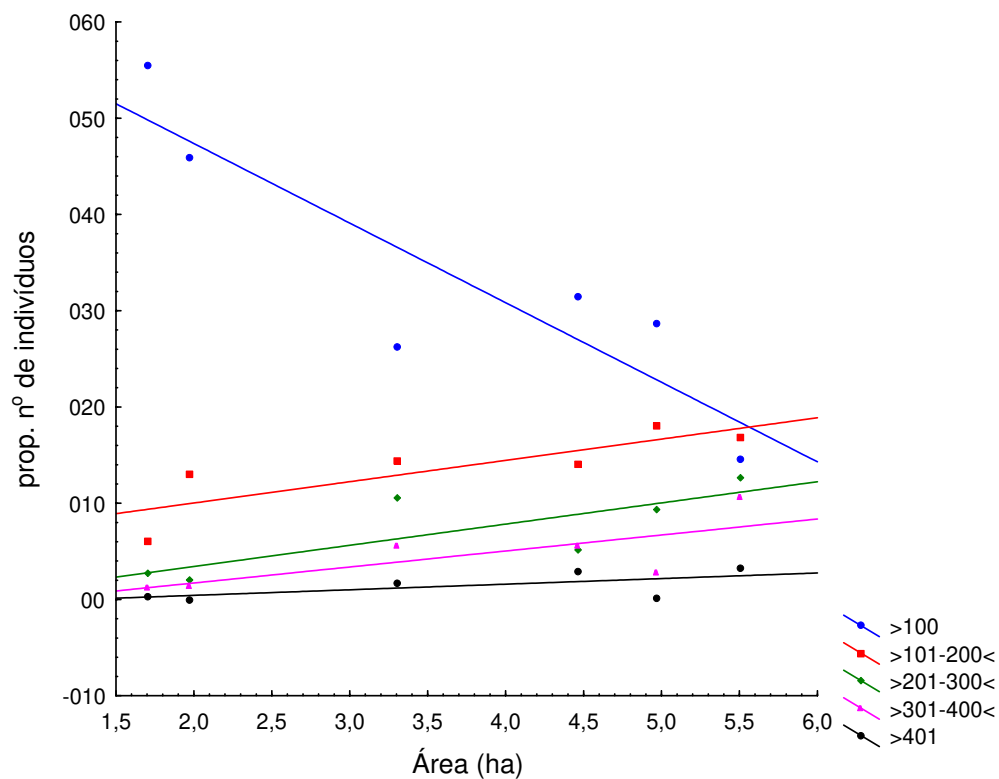


Figura 5 - Relações das proporções do número de indivíduos por classe de altura e a área dos fragmentos (≤ 100 cm de altura: $r^2 = 0,84$; $p < 0,05$; $y = 63,92 - 8,27 \cdot x$; $>100 - \leq 200$ cm: $r^2 = 0,74$; $p < 0,05$; $y = 5,59 + 2,21 \cdot x$; $> 200 - \leq 300$: $r^2 = 0,65$; $p > 0,05$; $y = -0,98 + 2,20 \cdot x$; $> 300 - \leq 400$: $r^2 = 0,54$; $p > 0,05$; $y = -1,61 + 1,66 \cdot x$ e > 400 cm: $r^2 = 0,42$; $p > 0,05$; $y = -0,74 + 0,58 \cdot x$).

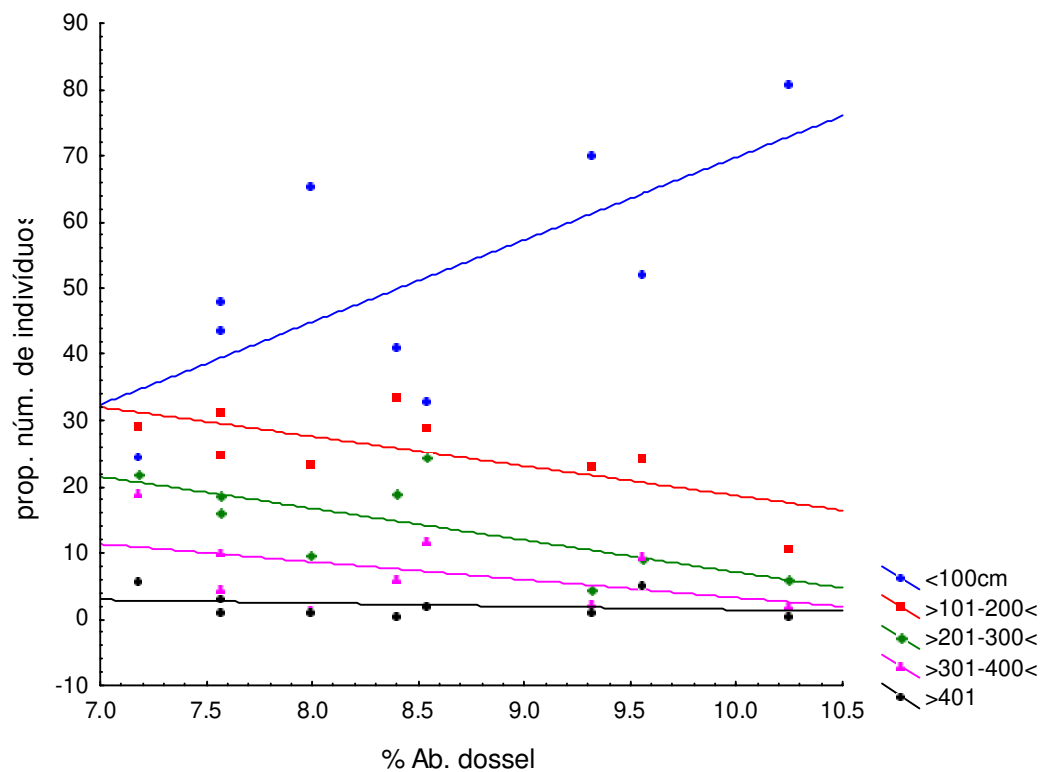


Figura 6 - Relações das proporções do número de indivíduos por classe de altura e a abertura do dossel ($\leq 100\text{cm}$ de altura: $r^2 = 0,51$; $p < 0,05$; $y = -1,38 + 7,37 \cdot x$; $>100 - \leq 200$ cm: $r^2 = 0,48$; $p < 0,05$; $y = 1,44 - 3,06 \cdot x$; $>200 - \leq 300$: $r^2 = 0,51$; $p < 0,05$; $y = 1,62 - 4,20 \cdot x$; $> 300 - \leq 400$: $r^2 = 0,22$; $p > 0,05$; $y = 1,09 - 2,83 \cdot x$ e > 400 cm: $r^2 = 0,09$; $p > 0,05$; $y = 0,45 - 1,07 \cdot x$).

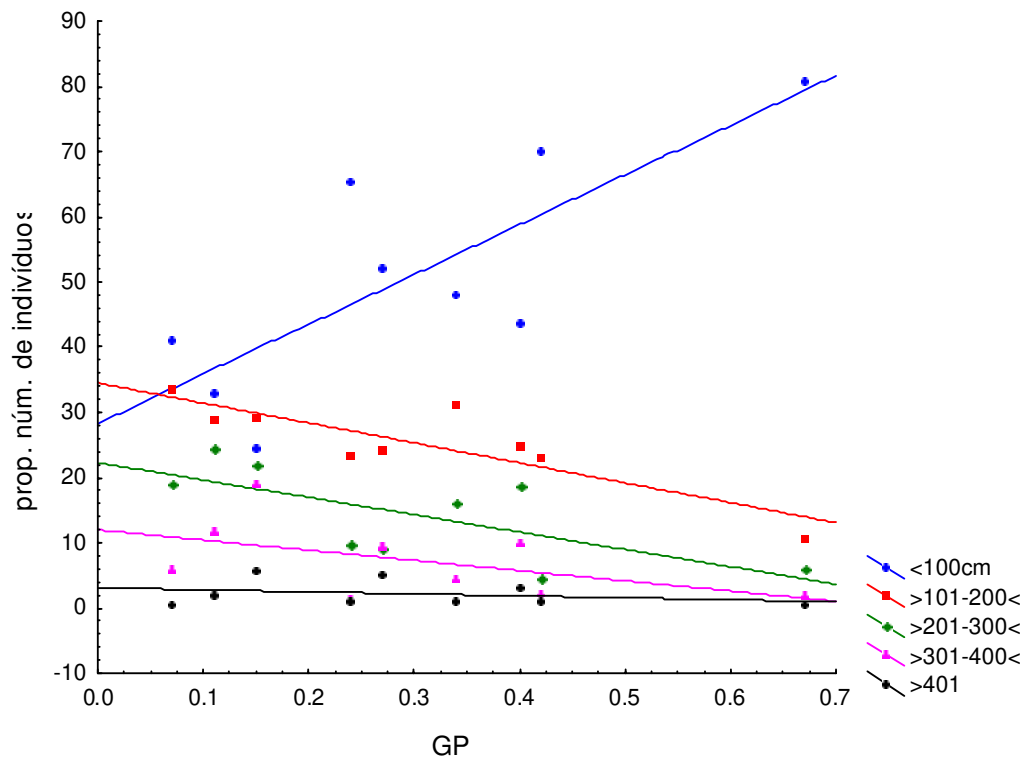


Figura 7- Relações das proporções do número de indivíduos por classe de altura e a grau de perturbação antrópica ($\leq 100\text{cm}$ de altura: $r^2 = 0,61$; $p < 0,05$; $y = 0,41 + 0,69 \cdot x$; $>100 - \leq 200\text{ cm}$: $r^2 = 0,72$; $p < 0,05$; $y = 0,71 - 0,33 \cdot x$; $> 200 - \leq 300$: $r^2 = 0,50$; $p < 0,05$; $y = 0,58 - 0,36 \cdot x$; $> 300 - \leq 400$: $r^2 = 0,26$; $p > 0,05$; $y = 0,41 - 0,27 \cdot x$ e $> 400\text{ cm}$: $r^2 = 0,07$; $p > 0,05$; $y = 0,18 - 0,08 \cdot x$).

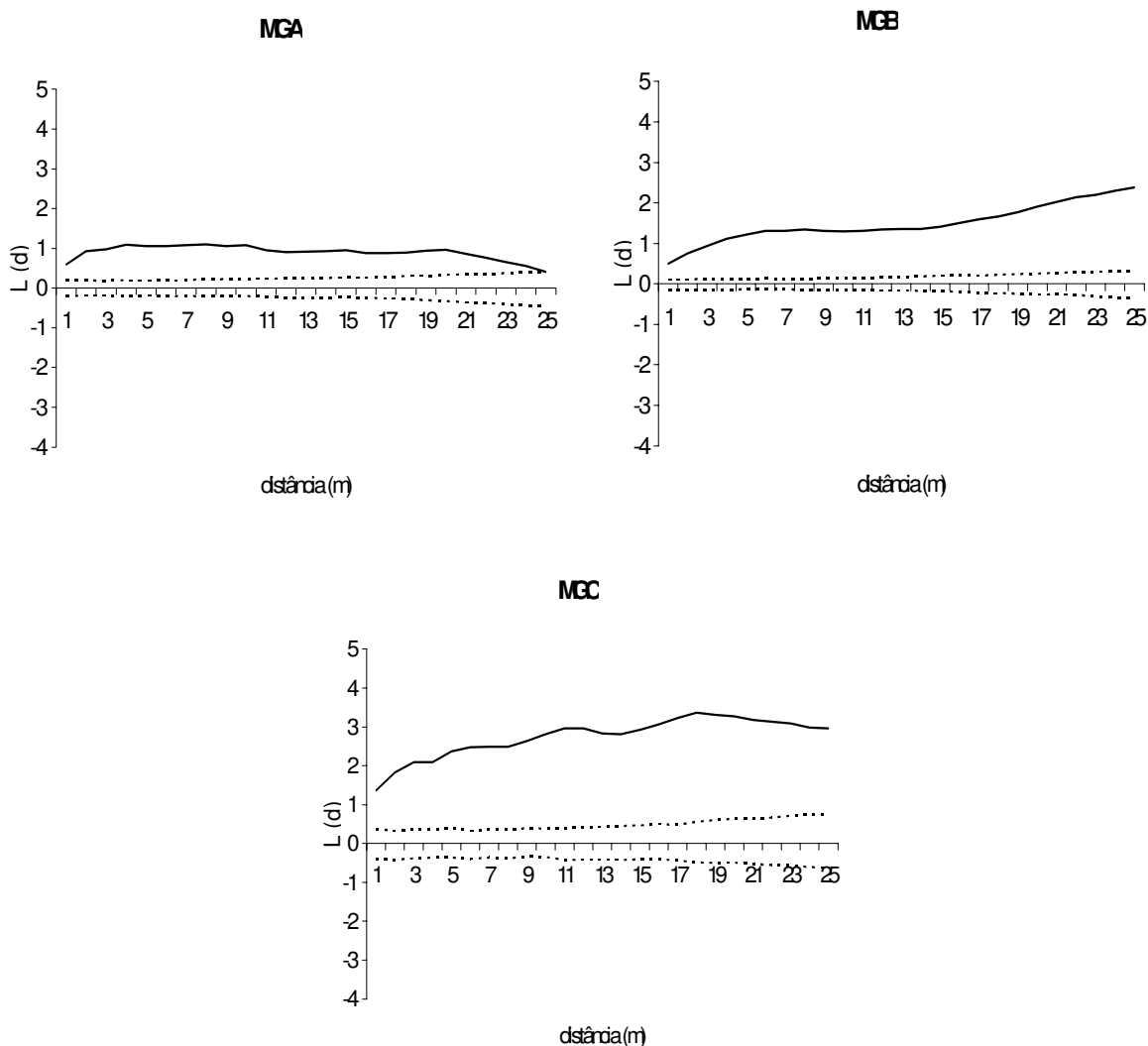


Figura 8 - Padrão espacial em diferentes escalas (distância em metros), descrito pela função K ($L(d)$), dos indivíduos de *Psychotria suterella* amostrados nas áreas de estudo. Linhas pontilhadas representam os limites do envelope de confiança para a completa aleatoriedade espacial, linhas contínuas representam os valores da função $L(d)$. Os valores de $L(d)$ acima da linha superior do envelope de confiança indicam padrão de distribuição agrupado, valores dentro do envelope padrão aleatório, e valores abaixo da linha inferior do intervalo indicam padrão regular de distribuição.

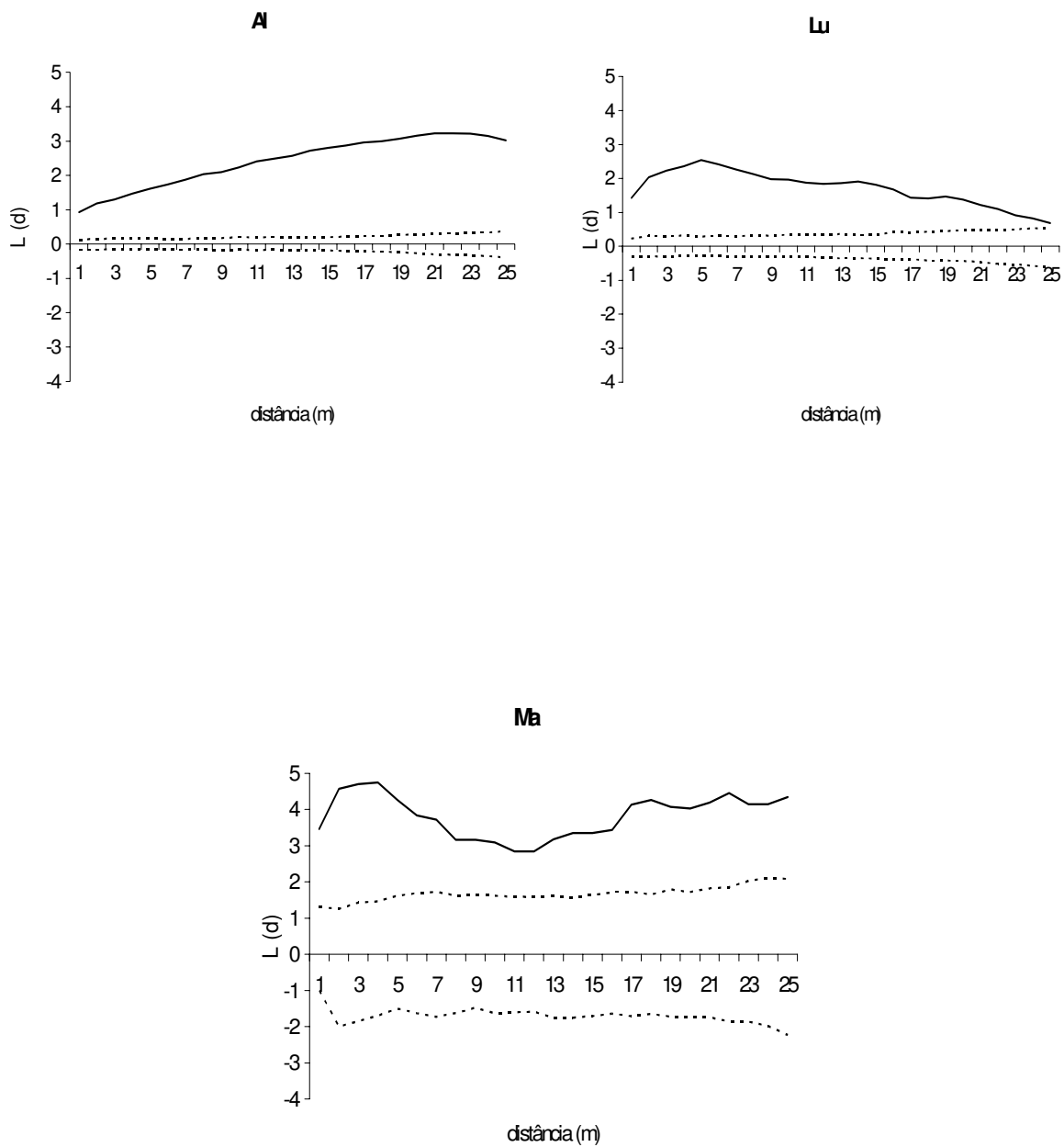


Figura 8 cont. - Padrão espacial em diferentes escalas (distância em metros), descrito pela função $K(L(d))$, dos indivíduos de *Psychotria suterella* amostrado nas áreas de estudo.

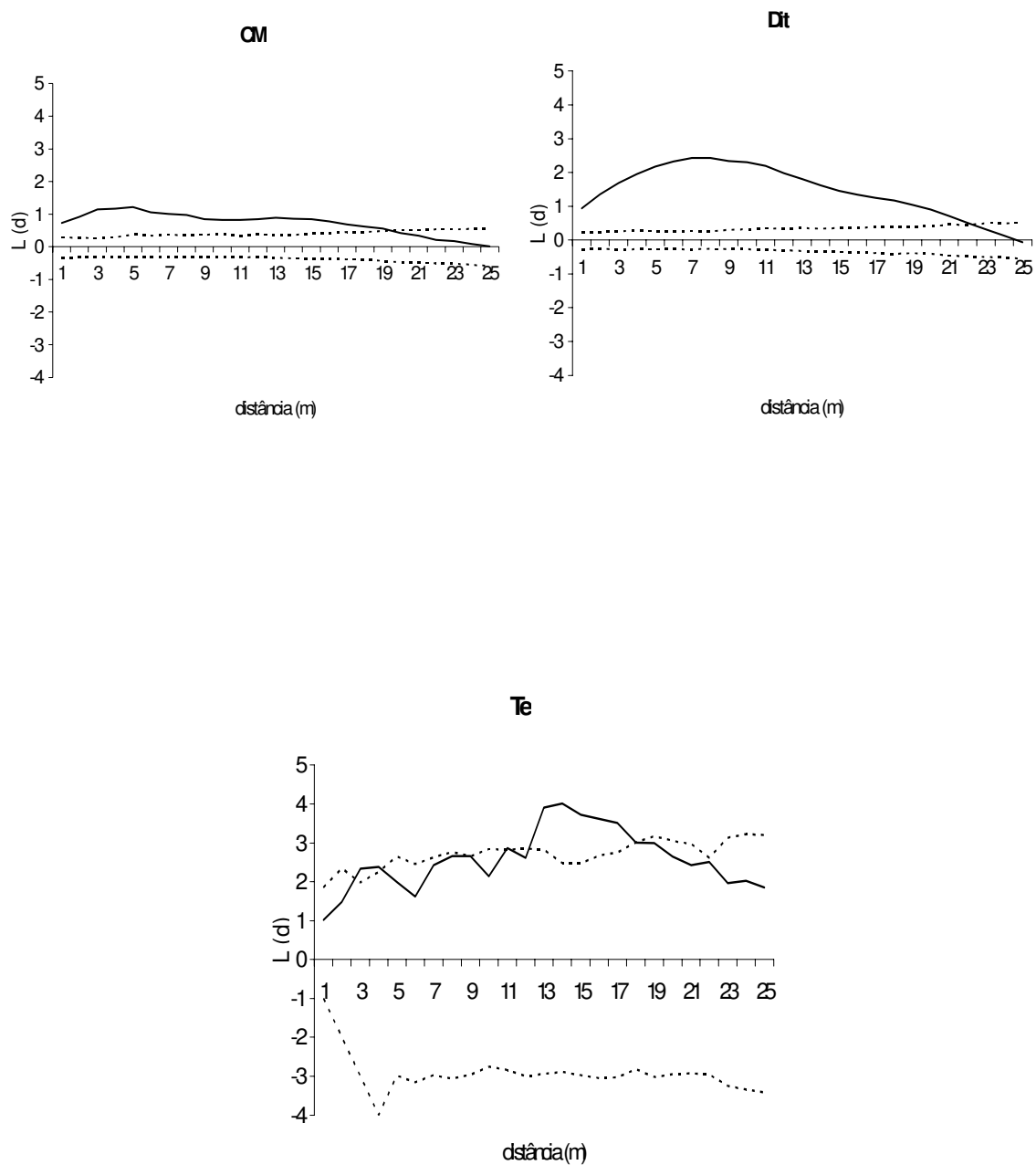


Figura 8 cont. - Padrão espacial em diferentes escalas (distância em metros), descrito pela função K ($L(d)$), dos indivíduos de *Psychotria suterella* amostrado nas áreas de estudo.

Tabela 1 - Caracterização das áreas e das populações de *P. suterella* amostradas em parcelas de 0,5 ha nos fragmentos e áreas da floresta contínua. Local = nome do fragmento, Sit. Paisag. = situação na paisagem, Área = área em ha, Dens. e dp. densidade de indivíduos $\pm$ desvio padrão, % Ab. dossel = porcentagem de abertura do dossel e GP = grau de perturbação. O valor relativo a área das localidades amostradas em mata contínua representa a área total da Reserva Estadual do Morro Grande.

Local	Sit. Paisag.	Área (ha)	dens./ha $\pm$ dp	% Ab. dossel	GP
CM	Isolado	5,51	778 $\pm$ 402	7,18	0,15
Dit	Isolado	4,97	1382 $\pm$ 990	7,57	0,34
Te	Isolado	1,97	174 $\pm$ 296	9,32	0,42
Al	Conectado	4,46	2158 $\pm$ 1348	9,55	0,27
Lu	Conectado	3,30	1008 $\pm$ 700	7,57	0,40
Ma	Conectado	1,70	394 $\pm$ 822	10,24	0,67
MGA	Floresta Contínua	9.400,00	2170 $\pm$ 1294	7,99	0,24
MGB	Floresta Contínua	9.400,00	1932 $\pm$ 1318	8,54	0,11
MGC	Floresta Contínua	9.400,00	712 $\pm$ 610	8,40	0,07

Tabela 2 - Comparação do Coeficiente de Gini médio (G_m) entre as populações amostradas (dp = desvio padrão). Letras diferentes indicam diferença significativa entre os coeficientes, Bootstrap $p < 0,05$.

Pop.	Sit. Paisag.	G_m	dp
CM	isolado	0,34 ^a	0,01
MGC	mata contínua	0,35 ^a	0,01
MGB	mata contínua	0,36 ^a	0,01
Dit	isolado	0,39 ^b	0,01
MGA	mata contínua	0,40 ^b	0,01
Lu	conectado	0,43 ^{b,c}	0,01
Ma	conectado	0,44 ^{b,c}	0,02
Te	isolado	0,44 ^{b,c}	0,03
Al	conectado	0,45 ^c	0,01

Capítulo 2

Relações alométricas em *Psychotria suterella* Müll. Arg. (Rubiaceae)

Resumo

Foram estudadas relações alométricas entre diâmetro e altura em populações de *Psychotria suterella*, espécie comum de sub-bosque de Mata Atlântica do sudeste do Brasil, em situações naturais de diferentes densidades e luminosidade. Foram amostradas nove populações dessa espécie em três áreas de floresta contínua, três fragmentos conectados e três fragmentos isolados em uma paisagem de Mata Atlântica fragmentada. Em condições de maior densidade e disponibilidade de luz, os indivíduos apresentaram maior altura dado um mesmo diâmetro. Sob mesmas condições de luz e densidade, indivíduos jovens apresentaram maior incremento em altura por unidade de diâmetro, enquanto indivíduos adultos um menor incremento em altura. Em todas as situações de variação de luz e densidade, o padrão alométrico de crescimento de jovens não se alterou. Indivíduos adultos em situação de alta densidade apresentaram maior incremento em altura do que em situação oposta. Houve diferenças entre os coeficientes alométricos de algumas populações. Nos fragmentos onde a abertura do dossel foi maior, as populações apresentam indivíduos com maior altura. Em escala menor a luz e a densidade afetam as relações alométricas dos indivíduos. Em maior escala, populações com baixa densidade de indivíduos e sujeitas a maior luminosidade variam muito na forma de crescimento.

Palavras-chave: alometria, *Psychotria suterella*, densidade, luz, floresta tropical, fragmentação

Abstract

Alometric relations between diameter and height in *Psychotria suterella* populations (Rubiaceae), a common species of the understory of the Atlantic Rainforest in southeastern Brazil, were studied. Nine populations of the species were sampled in three areas of continuous forests, three connected fragments, and three isolated fragments, in one landscape of fragmented Atlantic Rainforest in São Paulo State, southeastern Brazil. Different light conditions and density were considered. In higher density and light conditions the individuals presented more height with the same diameter. Under the same light conditions and density young individuals presented more gain in height for each diameter unit, and adult individuals presented less gain in height. In all situations in which light and density varied the alometric growth pattern of young individuals was not altered. Adult individuals in the same situation of high density presented more gain in height than in the opposite situation. There were differences between the alometric coefficients of some populations. In the fragments where the canopy openness was larger the populations presented higher individuals. In small scale light and density affect the alometric relations of the individuals. In larger scale low individual populational density which are exposed to more light vary considerably in growth.

Introdução

Relações de alocação de recursos em plantas, ou seja, utilização de reservas em determinadas partes da planta conforme necessidades como crescimento e reprodução,

podem estar relacionadas com a fase da vida, com situações ambientais a que a planta está exposta e com características fenotípicas da espécie. A especialização alométrica de espécies de plantas em florestas tropicais tem sido relacionada a padrões de adaptação para obtenção de luz (Kohyama 1987, King 1990).

Os estudos de alometria em plantas têm enfocado comparações interespecíficas de espécies que ocupam diferentes estratos verticais da floresta (Aiba & Kohyama 1996, 1997, O'Brien *et al.* 1995, Kohyama 1987, 1991, Alves & Santos 2002) e níveis de tolerância a sombra (King 1990, 1996, O'Brien *et al.* 1995, Claussen & Maycock 1995, Poorter & Werger 1999, Poorter *et al.* 2003). Estudos indicam que espécies de sub-bosque apresentam maior investimento em expansão horizontal da copa e possuem fator de segurança de estabilidade mecânica baixo, enquanto espécies de dossel apresentam maior investimento no crescimento em altura, aumentando assim a interceptação de luz, e possuem fator de estabilidade mecânica maior (Kohyama & Hotta 1990, Sterck & Bongers 1998).

Porém, existe muita variação nos padrões alométricos, que estão relacionadas à ontogenia ou tamanho dos indivíduos e a interações competitivas entre plantas vizinhas (Rich *et al.* 1986, Kohyama 1991, Weiner & Thomas 1992, Alvarez-Buylla & Martinez-Ramos 1992, Niklas 1995, Sterck & Bongers 1998, Poorter & Werger 1999, Sposito & Santos 2001, Alves & Santos 2002). Indivíduos que crescem no sub-bosque estão sujeitos ao sombreamento causado por plantas do dossel e de seus vizinhos (Holbrook & Putz 1989, Kohyama 1991). Assim, a presença de vizinhos pode influenciar a trajetória de crescimento de uma planta por alterações locais de luminosidade (Henry & Aarssen 1999). Em situação de alta densidade, seria esperada uma maior alocação de biomassa no caule para crescimento em altura, o que minimizaria o sombreamento por outros indivíduos e maximizaria a exposição radiância (Holbrook & Putz 1989, Henry & Aarssen 1999).

Florestas secundárias e fragmentadas apresentam uma baixa densidade de árvores de grande porte e redução significativa na cobertura do dossel, o que altera a luminosidade e intensidade de ventos no interior desses ambientes, e leva a modificações estruturais da vegetação (Brown & Lugo 1990, Kapos 1989, Bierregaard *et al.* 1992, Oliveira-Filho *et al.* 1997). Habitats fragmentados apresentam condições ambientais alteradas relacionadas à frequência e intensidade de intervenções externas e efeito de borda (Bierregaard *et al.* 1992). O efeito de borda é caracterizado pelo aumento do fluxo de radiação e maior intensidade de ventos, o que contribui para o aumento da evapotranspiração e danos na vegetação próxima (Kapos 1989, Jules 1998). Essa alteração do sistema, com aumento de luminosidade e alterações na densidade de indivíduos, deve alterar as relações alométricas em populações isoladas em fragmentos florestais. Seguindo a expectativa de que a densidade e a disponibilidade de luz alteram as relações alométricas de indivíduos de plantas, seria esperado que esses efeitos fossem observados em populações de plantas de florestas fragmentadas.

O objetivo desse estudo foi descrever as relações alométricas entre altura e diâmetro de uma espécie comum de sub-bosque, *Psychotria suterella*, e verificar se a densidade de indivíduos e a luminosidade afetam a alometria, se as relações mudam com o tamanho da planta e se existem diferenças alométricas entre populações de diferentes fragmentos florestais.

Material e métodos

Área de Estudo

A área do estudo localiza-se entre os municípios de Cotia e Ibiúna, estado de São Paulo (23°35'S a 23°50'S; 46°45'W a 47°15'W), em paisagem caracterizada por uma floresta contínua (Reserva Florestal do Morro Grande) e fragmentos florestais em estágio secundário (Figura 1). A altitude da região varia de 850 m a 1.100 m. O clima é do tipo Cwa (Köppen 1948), temperado e chuvoso. As médias máximas de temperatura são de 27°C e as mínimas são de 11°C (SABESP 1997). A média pluviométrica anual é de aproximadamente 1.400 mm, com meses frios e secos de abril a agosto. A vegetação da região pode ser classificada como “Floresta Ombrófila Densa baixo Montana” (Oliveira-Filho & Fontes 2000), sendo uma transição entre Floresta Ombrófila Densa e Floresta Estacional Semidecidual. A floresta do Morro Grande é composta por um mosaico de florestas em diferentes estádios de sucessão, com 9.400 ha.

O estudo foi desenvolvido em três fragmentos pequenos isolados: Teresa, Dito e Carmo Messias (Te, Dit e CM respectivamente); três fragmentos pequenos conectados a fragmentos maiores: Maria, Luíza e Alcides (Ma, Lu e Al), e três áreas dentro da Reserva Florestal do Morro Grande (MGA, MGB e MGC). Os fragmentos foram identificados pela abreviação do nome dos proprietários ou responsáveis. Tanto as áreas amostradas nos fragmentos como na floresta contínua são compostas por florestas secundárias, com tempo aproximado de intervenções antrópicas entre 50 e 80 anos (Pardini *et al.* 2005).

A espécie estudada foi *Psychotria suterella* Müll. Arg. (Rubiaceae), que apresenta hábito arbustivo-arbóreo, alcançando até 7 m de altura, típica de sub-bosque e frequentemente encontrada em fragmentos da região, em grande densidade. Há propagação vegetativa para esta espécie, sendo a produção de clones feita exclusivamente por estolões.

Coleta de Dados

Foram feitas medidas de diâmetro a altura do solo (das, cm) e altura (m) em todos os indivíduos maiores que 10 cm de altura de *P. suterella* presentes em parcelas de 100 x 50 m localizadas em 6 fragmentos de Floresta Atlântica (Te, Dit, CM, Ma, Lu e Al), e 3 áreas dentro de floresta contínua. As medidas foram feitas entre setembro de 2001 e fevereiro de 2002. As parcelas foram divididas em 20 sub-parcelas de 10 x 25 m, para cálculo da densidade de indivíduos. Foram tiradas fotos hemisféricas, em 2003, para caracterização da luz no ambiente, através da porcentagem de abertura do dossel. Essas medidas foram feitas a 1,5 m do solo, a cada 10 m, a partir de 5 m da borda da parcela, totalizando 40 pontos de amostragem em cada parcela de 0,5 ha.

Análise de Dados

Para análise das fotos hemisféricas foi utilizado o programa Gap Light Analyzer 2.0 (Frazer *et al.* 1999). Os valores de porcentagem de abertura do dossel e densidade por parcela foram categorizados em altos, médios e baixos, a partir da distribuição dos dados em torno da mediana. Valores considerados altos apresentaram abertura de dossel e densidade acima do percentil de 75%, valores baixos, abaixo de 25%, e valores médios entre os dois (Figura 1).

As relações alométricas foram estabelecidas a partir de regressões lineares simples, através da função: $\log(das) = a + b \cdot \log(alt)$

Onde *a* é o intercepto da linha de regressão no eixo *y* ($\log das$), e *b* é a inclinação da reta, *das* é o diâmetro na altura do solo (cm) e *alt* é a altura (m)

Foi utilizado o modelo de regressão tipo II, conforme indicado por Henry & Aarssen (1999) e Niklas (2004). No modelo II, são calculados novos valores para a inclinação da reta (b_{II}) e para o intercepto (a_{II}):

onde $b_{II} = b/r$; $a_{II} = y - b_{II} * x$

Sendo y = média dos valores de log das, e x = média dos valores de log alt

As regressões foram comparadas através das diferenças entre valores de b_{II} e a_{II} considerando as sobreposições ou não entre os erros padrões obtidos para os parâmetros da regressão linear simples (Sposito & Santos 2001).

Para verificar possíveis diferenças nas relações alométricas entre indivíduos de tamanhos diferentes, os indivíduos foram separados nas seguintes classes de altura: ≤ 100 cm; $>100 - \leq 200$ cm e >200 , pois não foi possível definir características ontogenéticas para separação em estádios.

As porcentagens de abertura do dossel foram transformadas em arcosseno e as densidades de indivíduos de cada população transformadas em $\log_{10}$. As médias de densidade e abertura do dossel entre as áreas foram comparadas por análise de variância e teste de Tukey *a posteriori* (Zar 1996).

Resultados

Os indivíduos de *P. suterella* não apresentaram diferenças nos coeficientes alométricos (b_{II}) em situações de diferentes densidades (Tabela 1, Figura 2a). Porém, houve diferença dos interceptos das retas (a_{II}) entre indivíduos em densidades altas e médias em relação a baixas (Tabela 1, Figura 3a). Em áreas com menor densidade de indivíduos da espécie, as alturas foram maiores do que das áreas com densidades maiores.

Não houve diferenças de b_{II} em ambientes com diferentes aberturas de dossel (Tabela 1, Figura 2b). Entretanto, quando comparados os interceptos (a_{II}), nas áreas com maior abertura do dossel os valores foram maiores (Tabela 1, Figura 3b). Isso indica que em situações onde há maior quantidade de luz, os indivíduos apresentam menores alturas do que em áreas com quantidade de luz baixa ou intermediária.

Houve diferenças alométricas entre as classes de tamanho, em diferentes situações de luz e densidade (Tabela 2). Em situações de densidade e luz intermediários, os valores de r^2 foram muito baixos, o que indica muita variação de relações entre diâmetro e altura. Comparando os valores de b_{II} em diferentes situações de densidade e luz, indivíduos menores que 100 cm de altura apresentaram menores valores do que indivíduos acima de 201 cm, exceto em situação de abertura de dossel intermediária, onde os valores de b_{II} não diferiram entre as classes de tamanho. De forma geral, indivíduos maiores apresentam coeficientes alométricos (b) maiores do que indivíduos menores (Tabela 2). Isso indica que indivíduos maiores apresentaram maior aumento em diâmetro do que em altura, quando comparados a indivíduos menores.

Para os indivíduos menores que 100 cm, a variação de luz e densidade parece não interferir nas suas características alométricas (Tabela 2). Em todas as relações b_{II} variou de 1,29 a 1,37. Já para indivíduos maiores que 201 cm, os valores de b_{II} diminuíram com o aumento da densidade e da abertura do dossel (Tabela 2). Assim, em situações de maior abertura do dossel e densidade, os indivíduos maiores apresentaram troncos mais finos com o aumento da altura.

Os dados alométricos analisados acima correspondem a um conjunto de populações localizadas em nove áreas diferentes. Essas áreas apresentam diferenças de densidade de *P. suterella* e de abertura do dossel (Figuras 4 e 5). Seria esperado que as diferenças dos

valores do intersepto e a similaridade dos valores das inclinações das linhas de regressão, encontradas para áreas de alta densidade e abertura do dossel, fossem correspondentes às características dos fragmentos. As inclinações das linhas de regressão diferiram entre alguns fragmentos (Tabela 3, Figura 6). As populações das áreas MGA e MGC apresentaram diâmetros maiores com o aumento da altura, quando comparadas à população MGB, e indivíduos da população AI apresentaram diâmetros menores com o aumento da altura do que a população MGC (Figura 6).

Os valores de a_{II} para áreas com a mesma inclinação foram diferentes para algumas áreas (Tabela 3, Figura 7). Foi observado um padrão muito semelhante entre os fragmentos em relação à abertura do dossel e à amplitude dos valores da a_{II} em cada população (Figuras 5 e 7). Nos fragmentos onde a abertura do dossel foi maior, as populações apresentaram indivíduos com maior altura, dado um mesmo diâmetro.

Discussão

Os indivíduos de *Psychotria suterella* em condições de maior densidade intraespecífica e disponibilidade de luz (1,5 m do solo), apresentaram menor altura dado um mesmo diâmetro. O coeficiente alométrico variou entre 1,07 e 1,11, valores muito próximos ao modelo de similaridade geométrica, também encontrado em outros estudos para espécies de sub-boque e dossel (King 1990, 1996). Quando os indivíduos foram separados por classes de altura, tanto a densidade como a abertura do dossel foram fatores de alteração do padrão de crescimento. Os indivíduos maiores que 200 cm de altura apresentaram coeficientes maiores do que os indivíduos menores que 100 cm. O menor coeficiente alométrico dos indivíduos de menor tamanho pode indicar um maior

investimento em copa ou altura para melhor captação de luz, em detrimento da resistência do caule (Sterck & Borghers 1998). Este padrão foi relatado em alguns estudos que incluem a dependência de tamanho na variação alométrica, sendo que com o aumento do tamanho do indivíduo houve uma mudança de coeficientes, de um modelo de similaridade geométrica ($b = 1$), para um modelo de similaridade elástica ($b=1,5$, Rich *et al.* 1986, Niklas 1995).

Em todas as situações de variação de luz e densidade, o padrão alométrico de crescimento de jovens não se alterou, o que pode indicar ausência de competição intraespecífica entre indivíduos dessa classe de tamanho.

Variações de densidade e abertura do dossel levaram a diferenças dos coeficientes alométricos para indivíduos adultos. Os coeficientes alométricos passaram de 1,76 em situações de baixa densidade, para 1,48 em situações de alta densidade. Assim, indivíduos maiores, em situação de alta densidade, foram mais finos do que em situação oposta. Em situação de alta densidade, seria esperado alocação de biomassa no caule para crescimento em altura, o que minimiza o sombreamento por vizinhos e maximiza a exposição à radiação (Rich *et al.* 1986). As variações de luz também levaram a diferenças alométricas em adultos, porém relacionadas a situações intermediárias de luz. Tanto em condições de alta e baixa abertura do dossel, os valores dos coeficientes alométricos foram maiores que 1,5, enquanto que em situação intermediária de luz foram menores. Assim, a densidade em adultos parece ser um fator mais importante na determinação das relações alométricas para essa classe de tamanho, se comparada à abertura do dossel.

Em escala menor, a luz e a densidade afetaram as relações alométricas. Porém em maior escala, existiu uma maior complexidade de fatores alterando a alometria dessas populações. Seria esperado, segundo os resultados das regressões em diferentes situações

de luz e densidade, que populações em áreas com maiores densidades e quantidade de luz se diferenciasssem das demais, mas isso não ocorreu. Os processos que influenciaram as relações alométricas em escala maior devem estar relacionados a outros fatores, como a dinâmica das populações e relações interespecíficas. Em áreas com extremos de baixa densidade e maior abertura do dossel, os desvios dos valores dos coeficientes alométricos das populações apresentaram uma grande amplitude, sendo o dobro das áreas com maior densidade de indivíduos. Isso indicou uma grande variação na forma dos indivíduos em áreas onde a população é reduzida.

A variação de luz entre as áreas parece ser um fator importante no tamanho em altura dos indivíduos, pois o padrão de variação de luz entre os fragmentos correspondeu ao padrão de variação dos interceptos observado para as populações.

Desta forma, em menor escala, a luz e a densidade intraespecífica foram determinantes no padrão de crescimento dos indivíduos, sendo que indivíduos jovens e adultos responderam de forma diferente a esses fatores. Em maior escala, as populações apresentaram uma resposta mais complexa a variação de luz e densidade, sendo que populações com baixa densidade de indivíduos e sujeitas a maior luminosidade variaram muito na forma de crescimento.

Referências Bibliográficas

- AIBA, S. & KOHYAMA, T. 1996. Tree species stratification in relation to allometry and demography in a warm-temperate rain forest. *Journal of Ecology* 84: 207-218.
- AIBA, S. & KOHYAMA, T. 1997. Crown architecture and life-history traits of 14 tree species in a warm-temperate rain forest: significance of spatial heterogeneity. *Journal of Ecology* 85: 611-624.
- ALVAREZ-BUYLLA, E.R. & MARTINEZ-RAMOS, M. 1992. Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree: an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *Journal of Ecology* 80: 275-290.
- ALVES, L.F. & SANTOS, F.A.M. 2002. Tree allometry and crown shape of four tree species in Atlantic rain forest, south-east Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 18: 245-260.
- BIERREGAARD R.O. Jr., LOVEJOY, T., KAPOV, V., DOS SANTOS, A. & HUTCHINGS, R. 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments - a perspective comparison of forest fragments and continuous forest. *BioScience* 42: 859-866.
- BROWN, S. & LUGO, A.E. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- CLAUSSEN, J.W. & MAYCOCK, C.R. 1995. Stem allometry in a north Queensland tropical rainforest. *Biotropica* 27: 421-426.
- FRAZER, G.W., CANHAM, C.D. & LERTZMAN, K.P. 1999. Gap Light Analyzer (GLA): Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation. Copyright © 1999: Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- GRANDISOLI, E.A.C. 1997. Biologia reprodutiva e estrutura da população de *Psychotria suterella* Muell. Arg. (Rubiaceae) em um fragmento de floresta secundária em São Paulo (SP). Dissertação (Mestrado), Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Ecologia.
- HENRY, H.A.L. & AARSEN, L.W. 1999. The interpretation of stem diameter-height allometry in trees: biomechanical constraints, neighbour effects, or biased regressions? *Ecology Letters* 2: 89-97.
- HOLBROOK, N.M. & PUTZ, F.E. 1989. Influence of neighbors on tree form: effects of lateral shade and prevention of sway on the allometry of *Liquidambar styraciflua* (sweet gum). *American Journal of Botany* 76: 1740-1749.

- 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 Ecology* 5: 173-185.
- KING, D.A. 1990. Allometry of saplings and understorey trees of a Panamanian forest. *Functional Ecology* 4: 27-32.
- KING, D.A. 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology* 12: 25-44.
- KOHYAMA, T. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology* 1: 399-404.
- KOHYAMA, T. & HOTTA, M. 1990. Significance of allometry in tropical saplings. *Functional Ecology* 4: 515-521.
- KOHYAMA, T. 1991. A functional model describing sapling growth under a tropical forest canopy. *Functional Ecology* 5: 83-90.
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia*. México: Fondo de Cultura Econômica. 213 pp.
- LOPES, L.E. 2002. Biologia reprodutiva de *Psychotria suterella* (Rubiaceae): efeitos da fragmentação de habitat e de conexão estrutural. Dissertação (Mestrado), Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Ecologia.
- NIKLAS, K. J. 1995. Size-dependent allometry of tree height, diameter and trunk taper. *Annals of Botany* 75: 217-227.
- NIKLAS, K. J. 2004. Plant allometry: is there a grand unifying theory? *Biological Reviews* 79: 871-889.
- O'BRIEN, S.T., HUBBELL, S.P., SPIRO, P., CONDIT, R. & FOSTER, R.B. 1995. Diameter, height, crown, and age relationships in eight neotropical tree species. *Ecology* 76: 1926-1939.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T., MELLO, J.M. & SCOLFORO, J.R. 1997. Effects of past disturbance and edges on tree community structure and dynamics within a fragment of tropical semideciduous forest in south-eastern Brazil over a five-year period (1987-1992). *Plant Ecology* 131: 45-66.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & FONTES, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.

- POORTER, L. & WERGER, M.J.A. 1999. Light environment, sapling architecture, and leaf display in six rain forest tree species. *American Journal of Botany* 86: 1464-1473.
- POORTER, L., BONGERS, F., STERCK, F.J. & WOLL, H. 2003. Architecture of 53 rain forest tree species differing in adult stature and shade tolerance. *Ecology* 84: 602-608.
- RICH, P.M., HELENURM, K., KEARNS, D., MORSE, S.R., PALMER, M.W. & SHORT, L. 1986. Height and stem diameter relationships for dicotyledonous trees and arborescent palms of Costa Rican tropical wet forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113: 241-246.
- SABESP. 1997. Programa de Conservação do Sistema Cotia. Relatório Conclusivo (tomo 3): Avaliação Ambiental. SABESP/Fundação Brasileira para o Desenvolvimento Sustentável, São Paulo.
- SPOSITO, T.C. & SANTOS, F.A.M. 2001. Scaling of stem and crown in eight *Cecropia* (Cecropiaceae) species of Brazil. *American Journal of Botany* 88: 939-949.
- STERCK, F.J. & BONGERS, F. 1998. Ontogenetic changes in size, allometry, and mechanical design of tropical rain forest trees. *American Journal of Botany* 85: 266-272.
- WEINER, J. & THOMAS, S.C. 1992. Competition and allometry in three species of annual plants. *Ecology* 73: 648-656.
- ZAR, J.H. 1996. Biostatistical analysis. (Second edition). Prentice Hall, New Jersey.

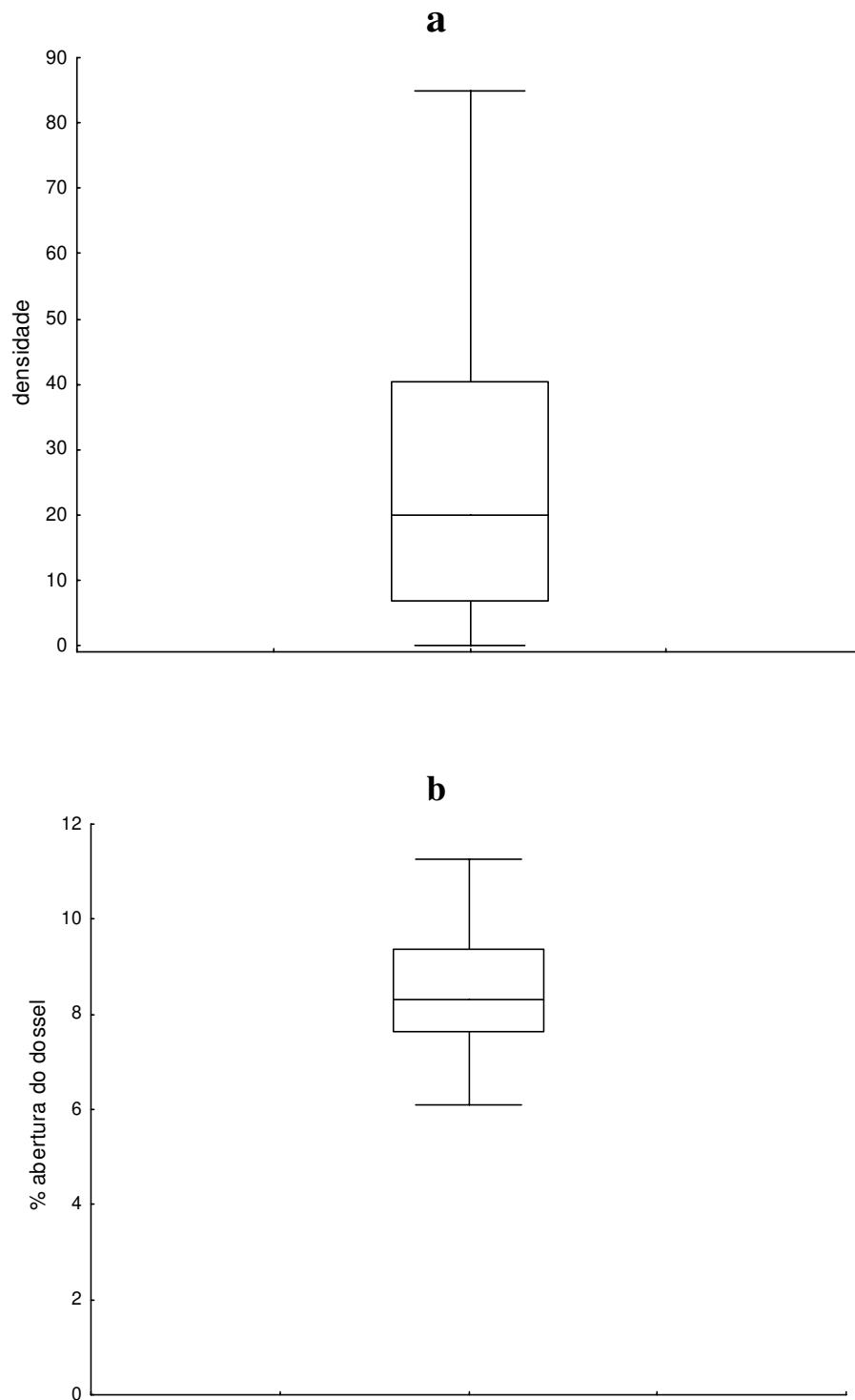


Figura 1 - Variação da densidade de indivíduos (a) e abertura do dossel (b). Linhas horizontais no interior das caixas = mediana; limites das caixas = percentis (25%); linhas horizontais = valores mínimos e máximos.

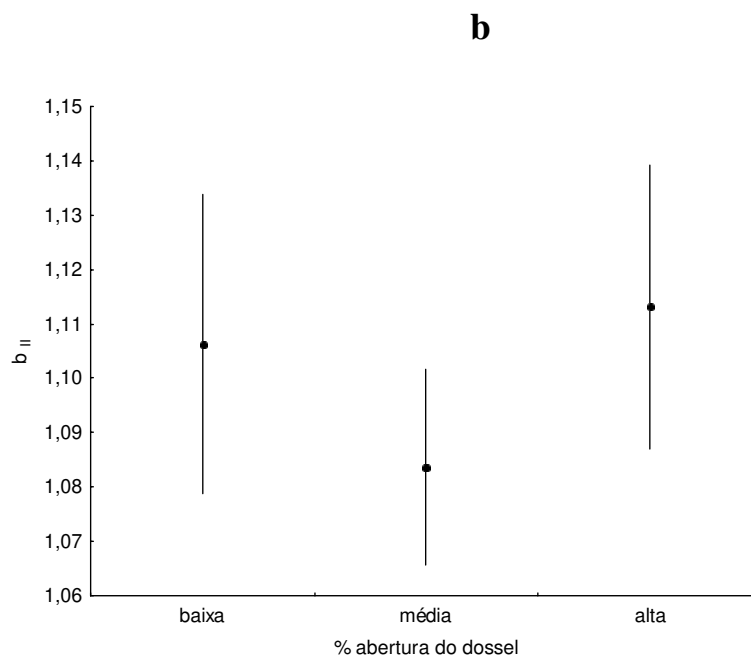
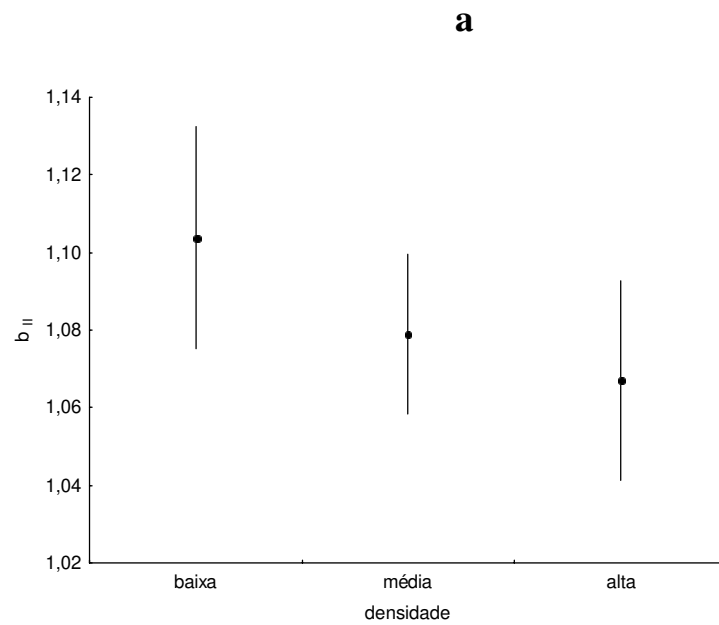
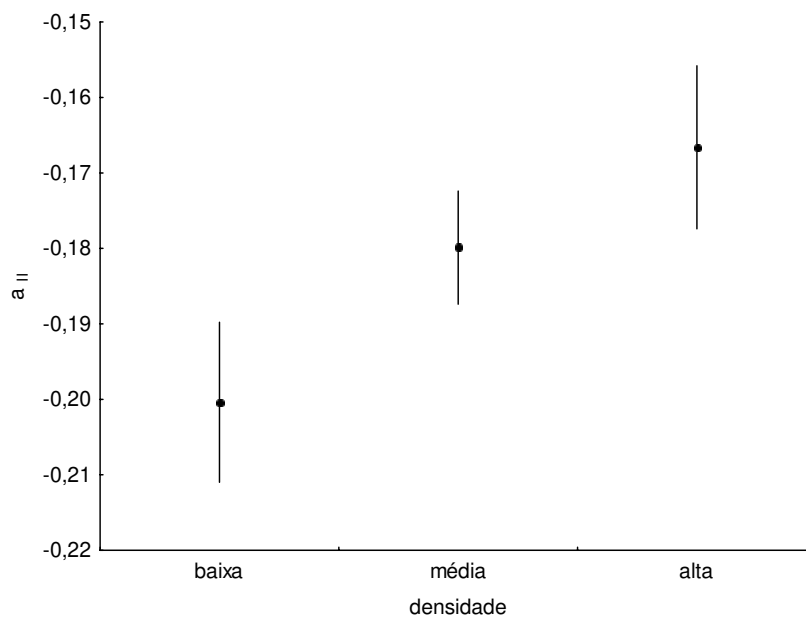


Figura 2 - Inclinação das retas de regressão (Modelo tipo II) e respectivos desvios padrão das regressões de indivíduos de *Psychotria suterella* em diferentes densidades de indivíduos (a) e abertura do dossel (b).

a



b

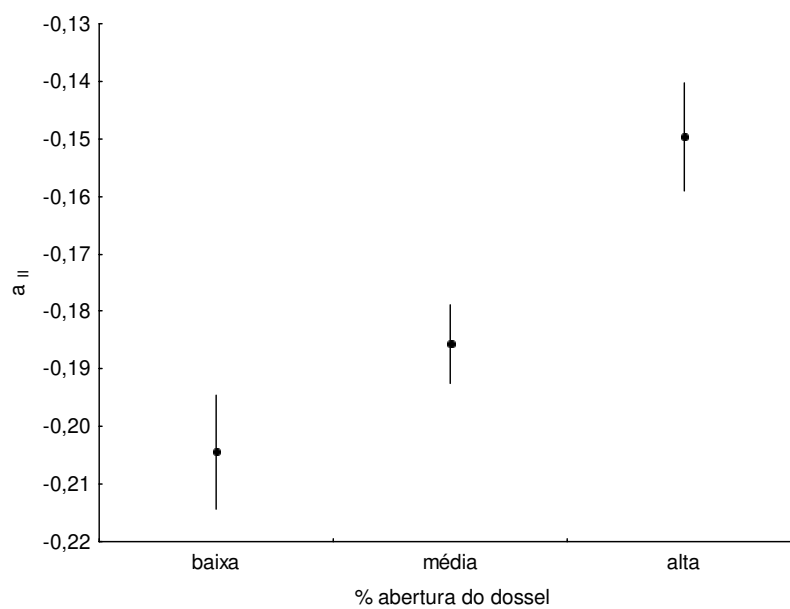


Figura 3 - Interceptos das retas de regressão (Modelo tipo II) e respectivos desvios padrão das regressões de indivíduos de *Psychotria suterella* em diferentes densidades de indivíduos (a) e abertura do dossel (b).

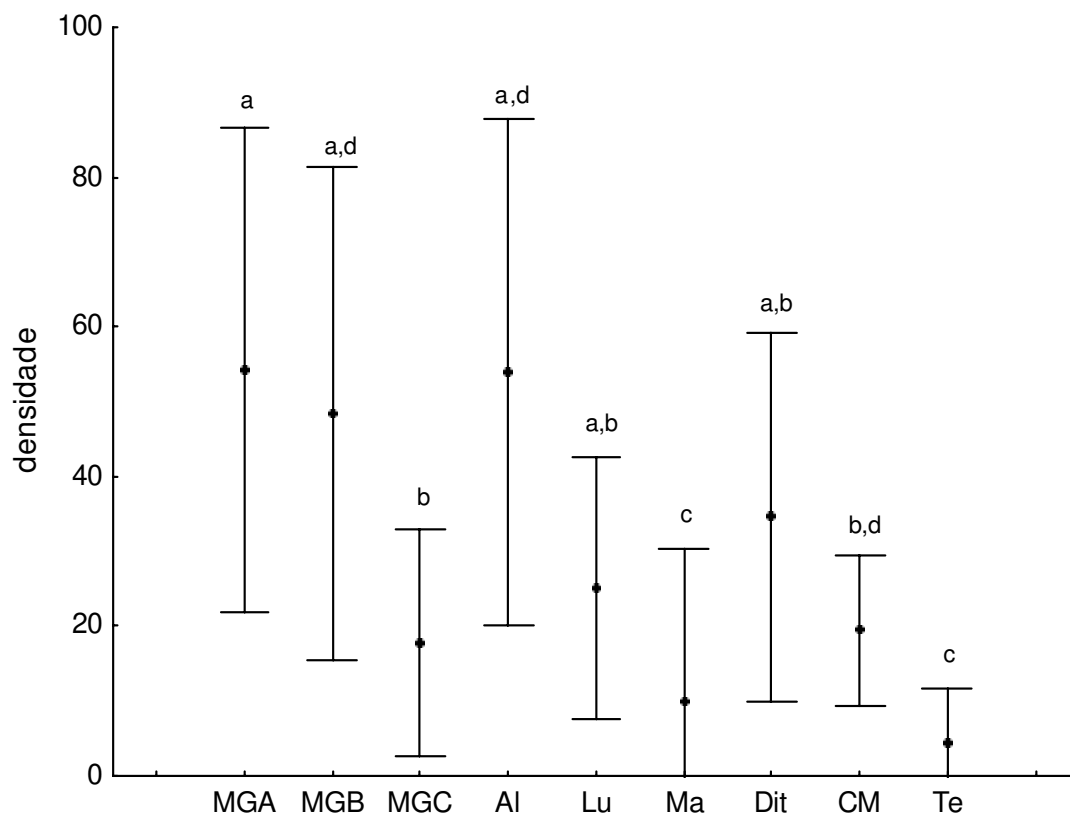


Figura 4 - Variação da densidade das populações de *Psychotria suterella*. As linhas representam o desvio padrão e os pontos representam as médias de densidade. As letras iguais acima das linhas indicam a igualdade nas distribuições das densidades entre as populações (Teste Tukey, $p < 0,05$).

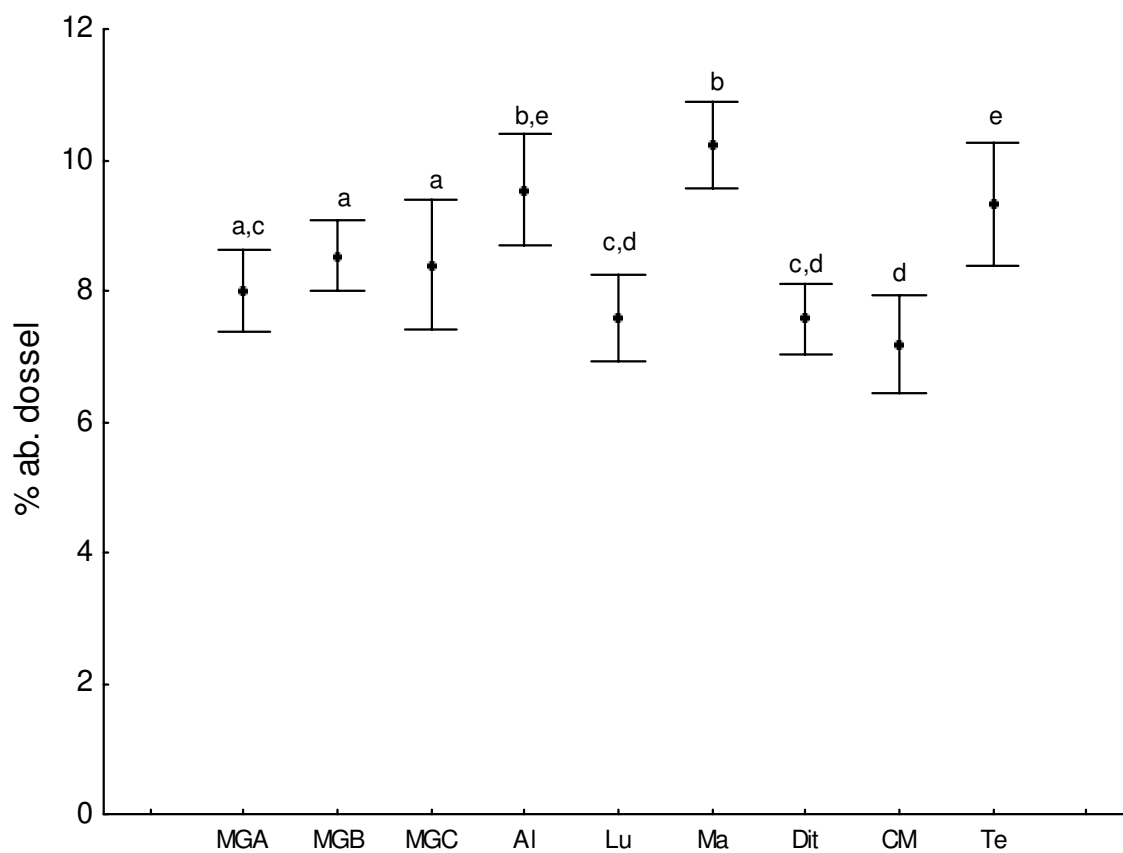


Figura 5 - Variação da porcentagem de abertura do dossel nas áreas amostradas (Média: circunferências preenchidas, desvio padrão: linhas verticais). Letras diferentes indicam diferença significativa na abertura do dossel entre as áreas (Teste Tukey, $p < 0,05$).

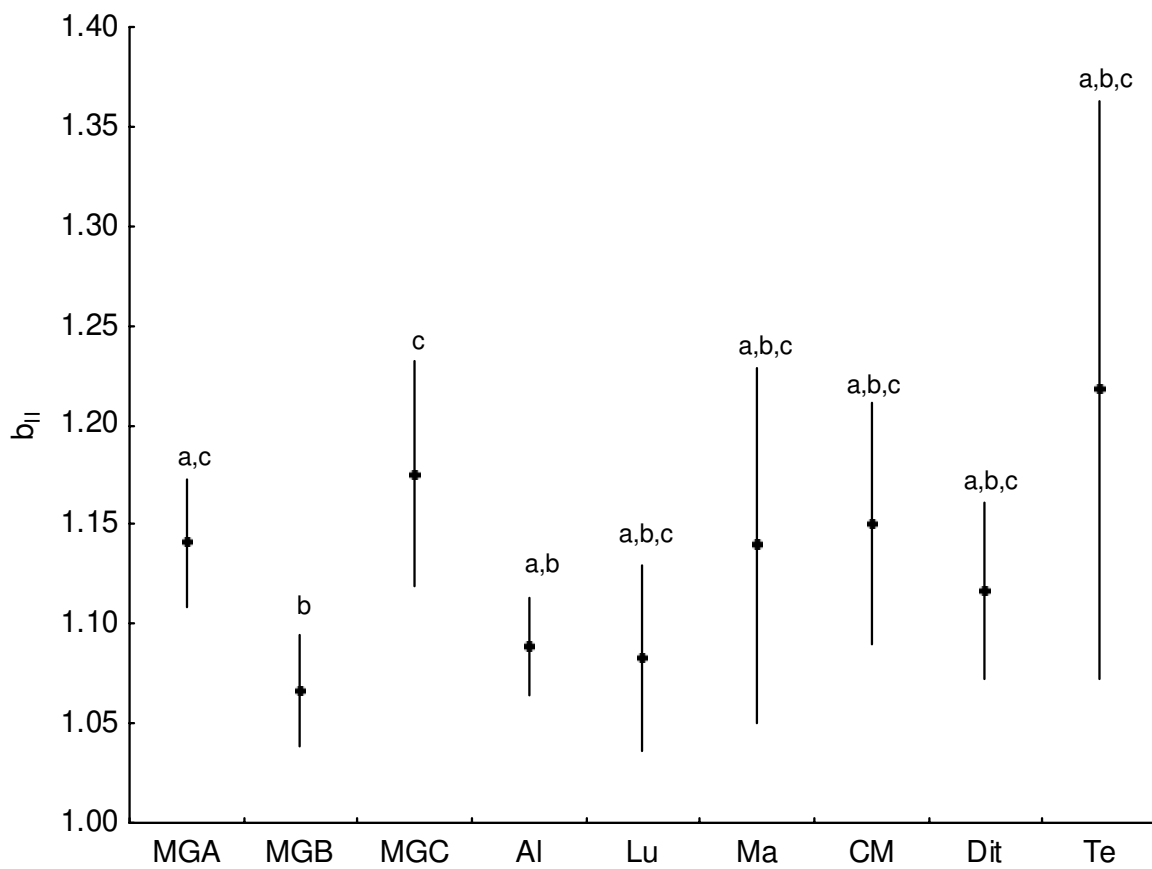


Figura 6 - Comparação da inclinação das retas de regressão (Modelo tipo II) e respectivos desvios das regressões de indivíduos de *Psychotria suterella* de diferentes populações.

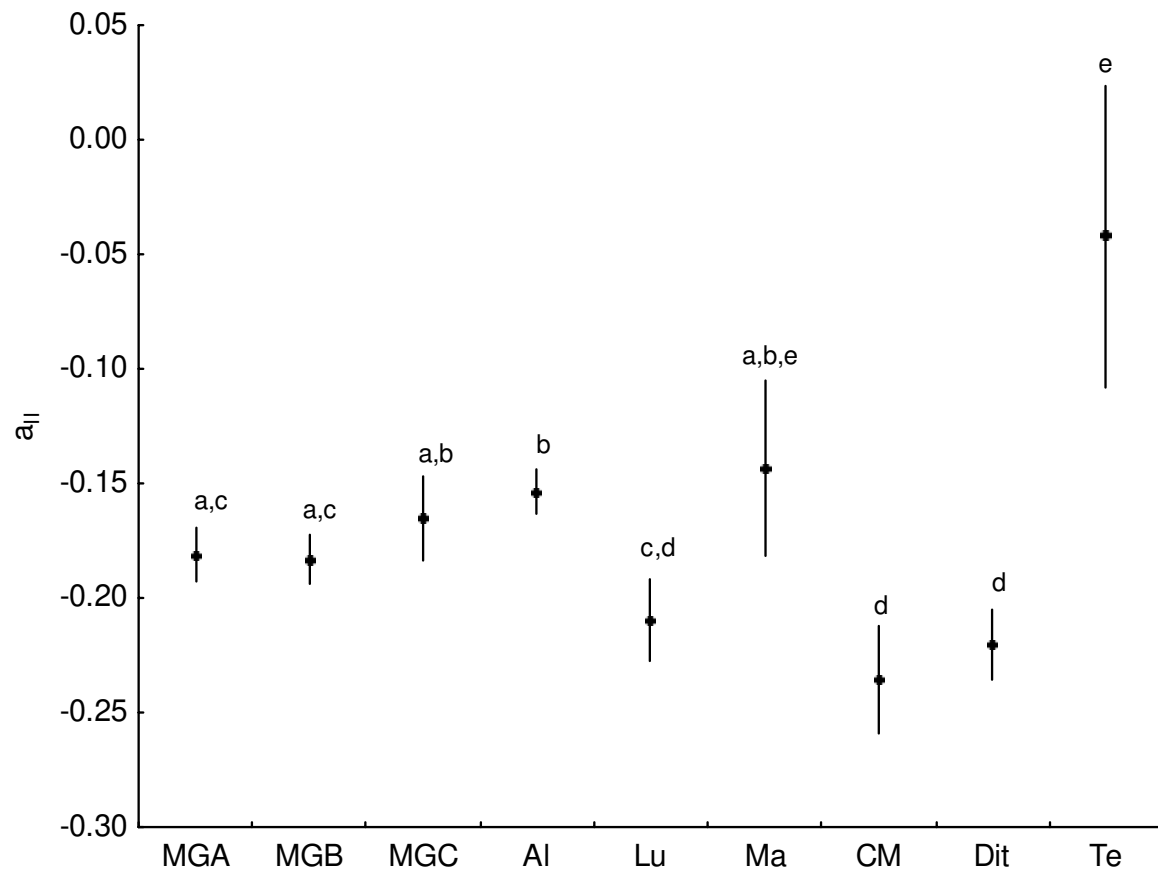


Figura 7 - Comparação entre os interceptos das retas de regressão (Modelo tipo II) e respectivos desvios das regressões de indivíduos de *Psychotria suterella* em diferentes populações.

Tabela 1 - Coeficientes da regressão linear (Modelo tipo II) e desvios da relação alométrica entre Log de DAS (cm) e log da altura (m) em diferentes situações de densidade e % de abertura do dossel. n = número de indivíduos, r^2 = coeficiente de determinação, b_{II} = inclinação da reta de regressão ajustada, a_{II} = intersepto ajustado; DPb = desvio padrão de b e DPa = desvio padrão de a. Para todas as análises de regressão $p < 0,01$; letras iguais indicam igualdade de valores.

	n	r^2	b_{II}	DP b	a_{II}	DP a
<u>densidade</u>						
baixa	1359	0,773	1,104	$\pm 0,029$	-0,200 ^a	$\pm 0,011$
média	2360	0,784	1,079	$\pm 0,021$	-0,180 ^b	$\pm 0,008$
alta	1314	0,807	1,067	$\pm 0,026$	-0,167 ^b	$\pm 0,011$
<u>% ab. dossel</u>						
baixa	1274	0,805	1,106	$\pm 0,027$	-0,204 ^a	$\pm 0,010$
média	2483	0,830	1,084	$\pm 0,018$	-0,186 ^b	$\pm 0,007$
alta	1276	0,826	1,113	$\pm 0,026$	-0,150 ^c	$\pm 0,009$

Tabela 2 - Comparação dos coeficientes da regressão linear (Modelo tipo II) e desvios da relação alométrica entre log de DAS (cm) e log da altura (cm) em diferentes situações de densidade e % de abertura do dossel, para diferentes classes de altura de indivíduos. n = número de indivíduos, r^2 = coeficiente de determinação, b_{II} = inclinação da reta de regressão ajustada, a_{II} = intersepto ajustado; DPb = desvio padrão de b e DPa = desvio padrão de a. As relações alométricas entre indivíduos com r^2 menor que 30 não foram consideradas. Para todas as análises de regressão $p < 0,01$; letras iguais indicam igualdade de valores.

Classes	N	r^2	r	b_{II}	b+	b-	a_{II}	a+	a-
<u>Densidade</u>									
<u>baixa</u>									
< 100 cm	539	0,523	0,722	1,371 ^a	1,452	1,289	-0,119	0,183	-0,421
101-200 cm	411	0,177	0,421	1,944 ^b	2,119	1,770	-0,039	-0,007	-0,072
> 201 cm	410	0,324	0,569	1,762 ^b	1,905	1,618	-0,008	0,059	-0,074
<u>média</u>									
< 100 cm	1105	0,522	0,723	1,360 ^a	1,416	1,303	-0,306	-0,286	-0,327
101-200 cm	673	0,253	0,503	1,876 ^b	2,002	1,751	-0,451	-0,428	-0,474
> 201 cm	584	0,415	0,644	1,564 ^c	1,663	1,465	-0,350	-0,305	-0,396
<u>alta</u>									
< 100 cm	752	0,573	0,757	1,311 ^a	1,373	1,248	-0,370	-0,344	-0,397
101-200 cm	275	0,324	0,569	1,899 ^b	2,088	1,710	-0,715	-0,679	-0,750
> 201 cm	288	0,524	0,724	1,475 ^a	1,595	1,354	-0,443	-0,383	-0,503
<u>% abertura dossel</u>									
<u>baixa</u>									
< 100 cm	569	0,542	0,736	1,372 ^a	1,451	1,294	-0,138	-0,108	-0,168
101-200 cm	364	0,145	0,381	2,026 ^b	2,223	1,829	-0,015	0,022	-0,053
> 201 cm	351	0,381	0,617	1,730 ^b	1,876	1,585	-0,008	0,061	-0,076
<u>média</u>									
< 100 cm	1128	0,538	0,734	1,355 ^a	1,410	1,300	-0,300	-0,278	-0,321
101-200 cm	660	0,276	0,526	1,844 ^b	1,966	1,722	-0,476	-0,453	-0,499
> 201 cm	697	0,381	0,618	1,483 ^a	1,571	1,394	-0,276	-0,235	-0,318
<u>alta</u>									
< 100 cm	708	0,563	0,751	1,289 ^a	1,353	1,225	-0,364	-0,339	-0,388
101-200 cm	556	0,309	0,556	1,818 ^b	1,984	1,652	-0,658	-0,628	-0,688
> 201 cm	234	0,528	0,727	1,636 ^b	1,784	1,488	-0,557	-0,485	-0,628

Tabela 3 - Comparação dos coeficientes da regressão linear (Modelo tipo II) e desvios da relação alométrica entre log de DAS (cm) e log da altura (m) entre populações, n=número de indivíduos, r^2 = coeficiente de determinação, b_{II} = inclinação da reta de regressão ajustado, a_{II} = intersepto ajustado; EP b = erro padrão de b e EP a = erro padrão de a. Para todas as análises de regressão $p < 0,01$

Populações	N	r^2	r	b_{II}	EP b	a_{II}	EP a
MGA	1077	0,780	0,883	1,141	0,016	-0,181	0,006
Al	1074	0,861	0,928	1,089	0,013	-0,154	0,005
MGB	952	0,840	0,916	1,066	0,014	-0,183	0,005
MGC	347	0,819	0,908	1,175	0,028	-0,165	0,009
CM	376	0,766	0,875	1,151	0,030	-0,235	0,012
Dit	679	0,761	0,873	1,117	0,022	-0,220	0,008
Lu	488	0,804	0,896	1,083	0,023	-0,210	0,009
Ma	191	0,724	0,851	1,140	0,045	-0,144	0,019
Te	81	0,737	0,859	1,218	0,073	-0,042	0,033

Capítulo 3

Demografia de *Psychotria suterella* Müll. Arg. (Rubiaceae) em um paisagem fragmentada de Floresta Atlântica

Resumo

A diminuição e alterações do habitat podem afetar a sobrevivência de *Psychotria suterella* em paisagem fragmentada de Mata Atlântica? Através de análises de crescimento, dinâmica e por projeções matriciais do ciclo de vida das populações, foram analisadas as variações no tempo e espaço da sobrevivência dessa espécie na paisagem. Foram amostradas nove populações dessa espécie em três áreas de floresta contínua, três fragmentos conectados e três fragmentos isolados em uma paisagem de Mata Atlântica fragmentada no estado de São Paulo. O crescimento em diâmetro foi de $0,1 \pm 0,3$ cm/ano e em altura 0 ± 17 cm/ano. Houve crescimento negativo que aumentou com o aumento da porcentagem de danos nos indivíduos. O crescimento negativo foi de 26,85% em diâmetro e 39,14% em altura. A taxa de crescimento de tamanho dos indivíduos variou entre as populações e entre os anos amostrados. As populações de menor tamanho apresentaram maior crescimento em diâmetro e altura. Indivíduos maiores apresentaram menor crescimento quando comparados a indivíduos menores. As taxas de mortalidade variaram de 6,4 a 16,4 % ao ano e de ingresso entre 0,5 e 6% ao ano. As populações de fragmentos isolados apresentaram maior taxa de mortalidade. Indivíduos menores apresentaram maior taxa de mortalidade, quando comparados a indivíduos maiores. A mortalidade aumenta em função do aumento da densidade. Populações menores têm maior taxa de mortalidade e maior taxa de ingresso. Todas as populações apresentaram declínio populacional. As taxas de crescimento

populacional (λ) variaram entre as áreas e no tempo, sendo que para a maioria das populações λ foi menor que 1. As classes de estase contribuem mais para os valores de λ . As contribuições de transições para mudança de classe de tamanho (crescimento e regressão) apresentaram pouca contribuição à λ . As taxas de crescimento populacional (λ) não diferiram entre as populações da mata contínua e dos fragmentos. As contribuições para $\Delta\lambda$ na estase variou muito entre os anos amostrados. Existiu maior probabilidade nos fragmentos, de indivíduos passarem para uma classe de maior tamanho, e maior probabilidade na mata contínua de indivíduos regredirem de tamanho. A grande variação no tempo das taxas de dinâmica podem mostrar estocasticidade demográfica, e o declínio populacional lento das populações na paisagem podem indicar a possibilidade de extinção de algumas populações.

palavras-chave: fragmentação, Floresta Atlântica, demografia, dinâmica, *Psychotria suterella*

Abstract

Can the alterations and decrease in the habitat affect the survival of *Psychotria suterella* (Rubiaceae) in a fragmented landscape of the Atlantic Rainforest? Nine populations of the species were sampled in three areas of continuous forests, three connected fragments, and three isolated fragments, in one landscape of fragmented Atlantic Rainforest in São Paulo State, southeastern Brazil. Through growth and dynamics analysis and by matrix projection of life stages of populations, variation in time and space of the survival of this species in the landscape were analyzed. The growth in diameter was 0.1 ± 0.3 cm/year, and in height it was 0 ± 17 cm/year. The negative growth in diameter was 26.85%, and 39.14% in height. The negative growth increases with the increase of the individuals damage percentage. This growth rate varied

among populations and in the sampled years. The smaller populations presented higher growth. Larger individuals presented less growth when compared to smaller individuals. The mortality rate varied from 6.4% to 16.4% a year, and the recruitment was between 0.5% and 6% a year. The isolated fragment populations presented higher mortality rate. Smaller individuals presented higher mortality rate when compared to larger individuals. The mortality increases when density increases. Small populations have a higher mortality rate and higher recruitment. All populations presented populational decrease. The populational growth rate (λ) varied among areas and in time, and for the majority of the populations λ was less than 1. The stasis class contributed more for λ values. The contributions of transitions for changes in size classes (growth and regression) presented small contribution to λ . The populational growth rates (λ) did not differ between continuous rainforest populations and fragments. The contribution for $\Delta\lambda$ in stasis varied considerably among the sampled years. There was higher probability of individuals in the continuous rainforest to decrease in size. The great variation in time of the dynamics may show demographic stochasticity. The slow populational decrease of landscape populations may indicate the possibility of extinction of some populations.

Introdução

Estudos demográficos são a base para a compreensão da variação temporal da abundância de plantas (Kéry & Gregg 2003), pois integram efeitos complexos em diferentes estádios do ciclo de vida, que podem interferir na performance de populações (Thomson 2005). Através de modelos de projeção matricial (de Kroon *et al.* 1986, Caswell 1989), tornou-se possível a identificação de estádios críticos de desenvolvimento, que teriam grande impacto na taxa de crescimento de uma população (Horvitz & Schemske 1995).

Uma questão crítica na biologia da conservação seria de como a perda e descontinuidade de habitats naturais afetam a persistência de populações de plantas e animais (Gibbs 2001). A persistência de populações é regulada pela baixa estocasticidade demográfica, o que implica na manutenção de taxas de crescimento populacional no tempo e no espaço (Lande 1988, Pimm *et al.* 1988). A fragmentação pode afetar profundamente a dinâmica de populações (Laurance 2002). Estudos de efeitos da fragmentação na demografia de plantas mostram diminuição do ingresso (Jules 1998, Benitez-Malvido 1998, Bruna 1999, Bruna 2002, Cordeiro & Howe 2001), aumento da mortalidade (Mesquita *et al.* 1999, Ferreira & Laurance 1997, Laurance *et al.* 2000) e modificações na estrutura de populações (Bach *et al.* 2005). Essas alterações estão ligadas à heterogeneidade ambiental associada ao efeito de borda e isolamento. Desta forma, alterações abióticas devem aumentar a estocasticidade demográfica e ambiental de habitats reduzidos, afetando a persistência de populações na paisagem.

A maioria dos estudos de dinâmica em florestas tropicais foram realizados em parcelas permanentes de áreas contínuas (Gentry & Terborgh 1990, Hubell & Foster 1990, Foster 1990, Condit *et al.* 1995, Lieberman *et al.* 1985, Clark & Clark 1999, Finegan *et al.* 1999, Silva *et al.* 2000, Nebel e Meilby 2005) descrevendo padrões de mortalidade, crescimento e ingresso para comunidades. Estudos demográficos que utilizam modelos matriciais em populações de plantas tropicais são raros (Alvarez-Buylla 1994, Matos *et al.* 1999), e existe apenas o estudo de uma espécie em florestas tropicais, sobre consequências da diminuição de habitat na demografia de populações (Bruna 2003, Bruna & Oli 2005).

A Floresta Atlântica do Brasil é considerada como zona de prioridade de conservação (“Hot Spot”), pelo grande endemismo, diversidade de organismos e com histórico de intensa perda de habitats (Myers *et al.* 2000). Não existem estudos demográficos de populações em Mata Atlântica, principalmente em formações secundárias (*sensu* Brown e Lugo 1990) e fragmentadas.

Florestas fragmentadas apresentam grande heterogeneidade ambiental e espacial, que podem refletir em alterações da densidade de populações e luminosidade do sub-bosque (Capítulo 1). A densidade intraespecífica e diferentes condições de luminosidade no sub-bosque podem ser fatores determinantes das taxas demográficas de crescimento em algumas populações (Silvertown *et al.* 1996, Valverde & Silvertown 1998, Matos *et al.* 1999, Meekins e Mccarthy 2002). Assim, no presente estudo foi comparada a demografia de nove populações de uma espécie comum de sub-bosque de Mata Atlântica, testando a hipótese de que a diminuição e alterações do habitat podem afetar a sobrevivência dessa espécie na paisagem. De maneira mais específica, foram feitas as seguintes questões: 1) Existem diferenças nas taxas de crescimento, ingresso e mortalidade entre as populações em paisagem fragmentada? 2) Como a densidade intraespecífica e a luminosidade afetam essas taxas? 3) O tamanho e isolamento das populações estão relacionados com a variação da dinâmica dessas populações? 4) Como variam as taxas de crescimento populacional no tempo e no espaço? 5) As probabilidades de transição são afetadas pela descontinuidade do habitat?

Material e Métodos

Área de Estudo

A área do estudo localiza-se entre os municípios de Cotia e Ibiúna, estado de São Paulo (23°35'S a 23°50'S; 46°45'W a 47°15'W), em paisagem caracterizada por uma floresta contínua (Reserva Florestal do Morro Grande) e fragmentos florestais em estágio secundário (Figura 1). A altitude da região varia de 850 m a 1.100 m. O clima é do tipo Cwa (Köppen 1948), temperado e chuvoso. As médias máximas de temperatura são de 27°C e as mínimas são de 11°C (SABESP 1997). A média pluviométrica anual é de aproximadamente 1.400 mm, com meses frios e secos de abril a agosto. A vegetação da região pode ser classificada como “Floresta Ombrófila Densa

baixo Montana” (Oliveira-Filho & Fontes 2000), sendo uma transição entre Floresta Ombrófila Densa e Floresta Estacional Semidecidual. A floresta do Morro Grande é composta por um mosaico de florestas em diferentes estádios de sucessão, com 9.400 ha. Na região oeste da Reserva existe uma paisagem fragmentada dominada por áreas abertas, caracterizadas por campos agrícolas (33% de cobertura), construções rurais e áreas urbanas (15%), vegetação natural em estádios iniciais de regeneração (10%), florestas secundárias (31%) e plantações de eucalipto (7%, Metzger & Simonetti 2003).

Espécie

Psychotria suterella Müll. Arg. (Rubiaceae) apresenta hábito arbustivo-arbóreo, alcançando até 7 m de altura, típica de sub-bosque e freqüentemente encontrada em fragmentos da região em grande densidade. Trata-se de uma espécie heterostílica, auto-incompatível e dependente de polinizadores para formação de frutos e sementes (Lopes 2002). Os principais polinizadores são abelhas do gênero *Bombus*, borboletas e beija-flores (Lopes 2002). Há evidências de reprodução vegetativa para esta espécie, sendo a produção de clones feita exclusivamente por estolões (Grandisoli 1997). *Psychotria* é o maior gênero da família Rubiaceae, com número estimado de 700 espécies Neotropicais (Hamilton 1989). Contribui para a diversidade florística e compreende uma significativa proporção da vegetação de sub-bosque em muitas florestas tropicais (Kinupp & Magnusson 2005). Já foram feitos muitos estudos com espécies do gênero, porém não existem abordagens demográficas.

Coleta de Dados

Foram feitas medidas de diâmetro a altura do solo (DAS, cm) e altura (m) em todos os indivíduos de *P. suterella* presentes em parcelas de 100 x 50 m, em 6 fragmentos de floresta atlântica, e 3 áreas dentro da mata contínua na reserva do Morro Grande, identificadas como MGA, MGB e MGC (para maiores detalhes ver Capítulo 1). Para cada indivíduo foi observada

ocorrência de quebra (danos) e presença/ausência de frutos. As coletas dos dados foram feitas entre setembro de 2001 e fevereiro de 2002 (t0); setembro de 2002 e fevereiro de 2003 (t1) e setembro de 2003 e fevereiro de 2004 (t2). Para um dos fragmentos, Lu, a coleta de dados em t2 não foi realizada pela impossibilidade de acesso ao local (proibição pelo proprietário). As parcelas foram divididas em 20 sub-parcelas de 10 x 25 m, para cálculo da densidade de indivíduos. Foram tiradas fotos hemisféricas, em 2003, para caracterização da porcentagem de abertura do dossel. Essas medidas foram feitas a 1,5 m do solo, a cada 10 m, a partir de 5 m da borda da parcela, totalizando 40 pontos de amostragem em cada parcela de 0,5 ha.

Análise de Dados

Os indivíduos foram classificados em classes de tamanho. As observações de presença e ausência de frutos mostraram que a partir de 2 m de altura todos os indivíduos apresentaram frutos (Figura 1). Porém, foi observada a presença de frutos em indivíduos com até 20 cm de altura. Os indivíduos foram separados nas seguintes classes de altura: ≤ 100 cm; $>100 - 200 \leq$ cm; $>200 - 300 \leq$ cm e > 300 cm; e nas seguintes classes de diâmetro: $\leq 1,0$ cm; $>1,0 - 2,0 \leq$ cm; $>2,0 - 3,0 \leq$ cm; $>3,0 - 4,0 \leq$ cm e $> 4,0$ cm.

Crescimento

Foram calculados os crescimentos (C) entre o primeiro e segundo ano, e entre o segundo e o terceiro ano de amostragem, $C_n = T_{tn} - T_{tn-1}$, onde T = diâmetro ou altura de cada indivíduo e t = tempo. A taxa de crescimento ou crescimento médio anual foi obtida pela média de crescimento entre os dois anos: $(C1 + C2)/2$.

Para verificar diferenças entre as taxas de crescimento dos indivíduos de cada população, entre classes de tamanho e se estas variaram no tempo foram realizadas análises da variância, e teste Tukey *a posteriori*. Para todas as distribuições de médias foram feitos testes de normalidade.

Foram feitas regressões para verificar a relação entre crescimento por parcela e densidade de indivíduos e abertura do dossel.

Mortalidade, Ingresso e Incremento

As taxas de mortalidade (m), ingresso (i) e incremento (r) foram calculadas a partir das equações (Swaine & Lieberman 1987):

$$m = - \ln ((N_0 - M) / N_0) / \Delta t; i = \ln ((N_0 + I) / N_0) / \Delta t; r = \ln (N_t / N_0) / \Delta t$$

onde M é o número total de indivíduos mortos, I é o número total de indivíduos ingressantes, N_0 é o número de indivíduos na primeira amostragem (t_0), N_t é o número de indivíduos no final do período e Δt o período de tempo analisado.

Para verificar se existiram diferenças nas taxas de mortalidade e ingresso, foram feitos testes de qui-quadrado e correção de Yates, para o número de indivíduos em t_0 e o número total de mortos/ingressantes entre as populações.

Para análise das diferenças de taxas de mortalidade entre as classes de tamanho, foram comparadas as medianas de cada classe por teste Kruskal-Wallis.

Foram feitas regressões lineares simples para verificar a relação entre as taxas de mortalidade e as taxas de ingresso por parcela e densidade de indivíduos e abertura do dossel. Em situação de relações significativas, foram feitas análises de covariância (Ancova) para verificar se as relações variavam em função da população analisada.

Modelo Matricial

Modelos de matrizes populacionais projetam o tamanho e a estrutura de populações no tempo. Este modelo consiste basicamente de uma matriz de projeção e um vetor. A matriz A é composta por 3 partes principais: a primeira linha representa valores de fecundidade em cada classe, a diagonal principal define as probabilidades de estase (proporção de indivíduos que permanecem na mesma classe de tamanho) e as outras sub-diagonais as probabilidades de

passagem de uma classe para outra (Godínez-Alvarez & Valiente-Banuet 2004). O vetor v define o número de indivíduos em cada classe de tamanho no tempo t . O auto valor dominante da matriz A é equivalente a taxa de crescimento da população (λ , Caswell 1989).

Foram construídas matrizes populacionais para as nove populações nos intervalos de tempo $t_1 - t_0$ e oito populações para $t_2 - t_1$. A fecundidade foi calculada por:

$F = ((I/N_{>1m}) + R_{<1m})$; onde I é o número de ingressantes, $N_{>1m}$ é o número de indivíduos maiores que 1m de altura e $R_{<1m}$ é elemento da transição para a classe de tamanho menor que 1m. A partir dessas matrizes de transição foram calculados os valores de λ ($\lambda > 1$: crescimento populacional; $\lambda = 1$: estabilidade; $\lambda < 1$: redução do tamanho populacional) pelo programa Poptools (Greg Hood, <http://www.cse.csiro.au/CDG/poptools/index.htm>). Para verificar se os λ s calculados eram diferentes de 1, foram calculados intervalos de confiança (95% de probabilidade) usando-se um Bootstrap com 1000 aleatorizações, através do programa Mat-Lab 6.1. Se o valor estimado de λ estiver dentro IC, tem 95% de probabilidade de ser igual a 1.

Análises de elasticidade e sensibilidade podem ser usadas para medir o efeito relativo em λ de pequenas mudanças nos elementos da matriz que representam uma transição particular no ciclo de vida (de Kroon *et al.* 1986, Caswell 1989). Os valores de elasticidade de uma matriz somam 1, o que possibilita a comparação no tempo e entre populações (Silvertown *et al.* 1993, 1996). Foram calculadas matrizes de elasticidade através do programa Poptools.

Para facilitar a comparação das matrizes de elasticidade em cada área, foram construídos “triângulos demográficos” (Silvertown *et al.* 1993), que são divididos em três regiões, G, S e R, sendo que cada região representa a soma das elasticidades. A região G representa a soma combinada dos efeitos em λ de mudanças no crescimento, ou seja, passagem de uma classe de tamanho para outra maior; S representa a soma dos efeitos em λ das classes que permanecem na mesma classe, e R a soma dos efeitos das classes que regridem de tamanho.

Para avaliar a contribuição de cada elemento da matriz a diferenças observadas em λ , entre as populações dos fragmentos e da mata contínua, foi usado análises LTRE (Ehrlén & van Groenendael 1998, Caswell 2001). Foram calculadas matrizes de transição médias entre as populações dos fragmentos, e entre as populações da mata contínua. A diferença entre o λ da mata contínua e dos fragmentos, $\Delta\lambda$, é similar à:

$$\sum_{ij} = (a_{ij}^F - a_{ij}^{MC}) \times (\delta\lambda/\delta a_{ij}) \Bigg|_{(A^F + A^{MC})/2}$$

Onde $(a_{ij}^F - a_{ij}^{MC})$ é a diferença entre a matriz dos fragmentos e a matriz da mata contínua, $(\delta\lambda/\delta a_{ij})$ é a sensibilidade de λ a mudanças em a_{ij} , calculada pelo valor médio entre as matrizes de sensibilidade dos fragmentos e da mata contínua (Caswell 2001, Bruna & Oli 2005). Valores positivos dos elementos da matriz de elasticidade média indicam uma contribuição negativa do elemento (ou grupo de elementos) a $\Delta\lambda$, ou seja, o valor dessa variável na matriz dos fragmentos é menor do que o da matriz da mata contínua, e vice versa (Bruna & Oli 2005).

Resultados

Crescimento

O crescimento em diâmetro de *Psychotria suterella* foi de $0,1 \pm 0,3$ cm/ano (Tabela 1). Dos 4163 indivíduos analisados, 26,85 % apresentaram crescimento médio negativo e 9,92 % não cresceram. Em 2 anos, houve uma diminuição de 13,40 % do crescimento negativo. A taxa anual de crescimento positivo foi de $0,2 \pm 0,2$ cm/ano.

Apesar de provavelmente não ser uma relação direta, o crescimento negativo aumenta com o aumento da porcentagem de danos nos indivíduos em cada população ($r^2 = 0,47$; $p < 0,05$; Figura 2).

A taxa de crescimento variou entre as populações (Anova: $F = 7,95$; $gl = 8$; $p < 0,001$; Tabela 1). A população que apresentou maior crescimento médio em diâmetro foi a do fragmento Te ($0,3 \pm 0,2$ cm/ano) e a população com menor crescimento foi MGA ($0,0 \pm 0,2$ cm/ano; Tabela 1).

O crescimento dos indivíduos variou entre os anos amostrados, passando de $0,0 \pm 0,4$ cm para $0,1 \pm 0,4$ cm (Anova: $F = 47,88$, $gl = 1$; $p < 0,001$; Figura 3). Essa variação se deve ao aumento do crescimento em diâmetro dos indivíduos de três populações. AI, com média que passou de 0,0 para 0,2 cm/ano (Anova: $F = 35,245$; $gl = 1$; $p < 0,001$), MGA que passou de 0,0 para 0,1 (Anova: $F = 33,161$; $gl = 1$; $p < 0,001$) e MGC que passou de 0,0 para 0,9 cm/ano (Anova: $F = 7,213$; $gl = 1$; $p < 0,01$). Nas outras populações não houve variação do crescimento em diâmetro no tempo (Anova: $p > 0,05$).

A média de crescimento em diâmetro foi diferente entre as classes de tamanho, e os indivíduos maiores apresentaram menor crescimento quando comparados aos de classes de menor tamanho (Anova: $F = 15,985$; $gl = 4$; $p < 0,001$; Tabela 2). Comparando a média de crescimento em diâmetro entre as classes de tamanho em cada fragmento, nota-se que não existiu diferença entre as médias nas áreas CM e Te (Figura 4; Anova: $p > 0,05$). Os outros fragmentos apresentaram variação no crescimento entre as classes, sendo que de forma geral os indivíduos da maior classe de tamanho apresentaram menor crescimento do que indivíduos da menor classe (Figura 4; Anova: $p < 0,05$).

Não existiu relação significativa entre a média de crescimento em diâmetro e a densidade de indivíduos ($p > 0,05$). Da mesma forma, não houve relação significativa entre a média de crescimento e a abertura do dossel ($p > 0,05$).

Os indivíduos de *P. suterella* apresentaram taxa de crescimento em altura de 0 ± 17 cm/ano (Tabela 3). Dos 4046 indivíduos analisados, 39,14 % apresentaram crescimento negativo

e 3,08 % não cresceram. Em 2 anos, houve uma diminuição de 9% do crescimento negativo. A taxa anual de crescimento positivo foi de 9 ± 9 cm/ano.

O crescimento negativo em altura provavelmente está relacionado à quebra sofrida pelos indivíduos, sendo que quanto maior a porcentagem de danos nos indivíduos das populações, maior o crescimento negativo ($r^2 = 0,86$; $p < 0,01$; Figura 5). No caso do fragmento Dit, onde 55 % dos indivíduos apresentaram crescimento negativo, a causa evidente de diminuição em altura é a quebra, pela entrada diária de gado na área.

As populações que apresentaram maior crescimento dos indivíduos foram as localizadas no fragmento Te e Ma (9 ± 14 e 7 ± 12 cm/ano, respectivamente; Tabela 3). As que apresentaram menor crescimento, foram MGB, com -4 ± 17 cm/ano; Dit, com -4 ± 15 cm/ano e CM, com -4 ± 18 cm/ano (Anova: $F = 17,904$; $gl = 8$; $p < 0,001$; Tabela 3).

O crescimento em altura aumentou entre os anos amostrados considerando o crescimento médio de todas as populações (Anova: $F = 36,809$; $gl = 1$; $p < 0,001$; Figura 6). Esta variação se deve principalmente ao aumento do crescimento em três populações. Al, com média de crescimento que passou de 1 ± 19 para 4 ± 19 cm (Anova: $F = 7,672$; $gl = 1$; $p < 0,05$); MGA, que passou de -2 ± 16 para $0,0 \pm 15$ cm (Anova: $F = 6,647$; $gl = 1$; $p < 0,01$) e MGB, que passou de -9 ± 29 para 0 ± 22 cm (Anova: $F = 52,215$; $gl = 1$; $p < 0,001$). Nas outras populações não houve variação do crescimento em altura no tempo (Anova: $p > 0,05$).

A média de crescimento anual foi diferente entre as classes de tamanho (Tabela 4; Anova: $F = 35,036$; $gl = 3$; $p < 0,001$). Assim como o crescimento em diâmetro, os indivíduos da maior classe de tamanho apresentaram menor crescimento médio em altura do que indivíduos da menor classe (Figura 7; Anova: $p < 0,05$).

Não existiu relação significativa entre a média de crescimento em altura e a densidade de indivíduos ($p > 0,05$). Da mesma forma, não houve relação significativa entre a média de crescimento e a abertura do dossel ($p > 0,05$).

Mortalidade

As maiores taxas de mortalidade, 16,4 % e 12,5% ao ano, foram observadas nas populações dos fragmentos Dit e Lu (respectivamente), e diferiram entre a maioria das outras populações (Tabelas 5 e 6). As menores taxas variaram de 6,4 a 9 % (Tabela 5).

As populações da mata contínua e dos fragmentos conectados apresentaram proporcionalmente menor número de indivíduos mortos do que as populações de fragmentos isolados (Qui-quadrado: 13,21; gl = 1; $p < 0,01$ e Qui-quadrado: 4,47; gl= 1; $p < 0,05$, respectivamente). Não existiram diferenças entre populações de mata contínua e fragmentos conectados (Qui-quadrado : 2,01; gl = 1; $p > 0,05$).

A tendência geral de mortalidade entre classes de tamanho foi de maiores taxas para indivíduos de menor tamanho (< 100 cm), não ocorrendo diferenças significativas apenas entre as classes 1 e 3 (Figura 8, teste de Kruskal-Wallis: $H_{(3, 36)} = 17,09$; $p < 0,01$). Provavelmente as taxas de mortalidade entre essas classes não diferiram devido ao grande número de indivíduos mortos nas áreas Te e Ma na classe 3 (Figura 8).

Excluindo as populações onde a relação de número de indivíduos mortos por parcela e a densidade não foram significativas (Te e Lu, $p > 0,05$), o número de indivíduos mortos variou em função da densidade (Ancova: $F = 69,74$; gl = 1; $p < 0,001$), independente da população analisada (Ancova; $F = 4,07$; gl = 6; $p < 0,001$). Assim, quanto maior a densidade, maior o número de indivíduos mortos ($r^2 = 0,36$; $p < 0,01$, Figura 9).

Excluindo as populações com maior taxa de mortalidade, Dit e Lu, houve um aumento das taxas com a diminuição do tamanho populacional ($r^2 = 0,84$; $p < 0,01$; $y = 0,15 - 0,03 \cdot x$).

Não houve relação significativa entre o número de mortos por parcela e a abertura do dossel para a maioria das populações ($p > 0,05$). Apenas no fragmento Ma e MGB a relação foi significativa, com aumento do número de mortos em função do aumento da abertura do dossel ($r^2 = 67,41$; $p < 0,05$ e $r^2 = 26,41$; $p < 0,05$; respectivamente).

Ingresso

As populações que apresentaram maiores taxas de ingresso foram Ma, Te e MGC, com 6, 5,4 e 4,0 % de ingresso anual, e diferiram das outras populações (Tabelas 5 e 7). As menores taxas de ingresso variaram entre 0,5 e 1,0 % ao ano (Tabela 5).

Não existiram diferenças significativas entre o número de indivíduos ingressantes das populações de mata contínua e fragmentos isolados (Qui-quadrado: 0,27; $gl = 1$; $p > 0,05$), mata contínua e fragmentos conectados (Qui-quadrado: 2,50; $gl = 1$; $p > 0,05$) e fragmentos isolados e conectados (Qui-quadrado : 0,34; $gl = 1$; $p > 0,05$).

A taxa de ingresso aumentou com a diminuição do tamanho das populações ($r^2 = 0,77$; $p < 0,001$; $y = 0,63 - 0,05 \cdot x$).

Foi observada relação significativa entre densidade de indivíduos e número de ingressantes apenas na população MGA ($r^2 = 70,67$; $p < 0,01$), com aumento do número de ingressantes em função do aumento da densidade. Para as outras populações não existiu relação significativa ($p > 0,05$).

Não houve relação significativa entre a abertura do dossel e o número de ingressantes ($p > 0,05$).

Incremento

O número de indivíduos que morreram no período estudado (885) foi muito superior ao número de indivíduos ingressantes (165). Todas as populações apresentaram declínio populacional (Tabela 5). A população que apresentou maior decréscimo foi a do fragmento Dit, devido principalmente a um grande número de indivíduos mortos, que corresponderam a 27,9 % da população, enquanto o ingresso foi de apenas 2,6 % dos indivíduos.

O número de indivíduos em todas as áreas amostradas diminuiu em 2 anos, mas apenas nas populações Al e Dit o decréscimo foi constante no tempo (Figura 10). Se essa tendência de decréscimo se mantiver ao longo do tempo, em 16 e 8 anos respectivamente, estas populações estarão extintas.

Matrizes de Projeção Populacional

As taxas de crescimento populacional (λ) variaram entre as áreas e no tempo, sendo que para a maioria das populações λ foi menor que 1, o que poderia indicar declínio populacional (Tabela 8). As populações MGC e Ma em t1 e Ma e Te em t2 apresentaram $\lambda > 1$, indicando crescimento populacional. Os valores de λ diminuíram para a maioria das populações no tempo. Houve aumento apenas para a população Te e CM, apesar de CM apresentar ainda crescimento negativo, e a população Ma continuou com $\lambda = 1$. Porém, o valor de λ em todos os casos não diferiu entre as populações, sendo que todas as taxas de crescimento estiveram dentro do intervalo de confiança de $\lambda = 1$ (Tabela 8).

Em todas as matrizes observou-se que as maiores frequências de indivíduos ocorreram em situação de estase, ou seja, a maior parte dos indivíduos não mudou de classe de tamanho (Tabela 8).

As matrizes de elasticidade apresentam características similares, pois as classes que mais contribuem para os valores de λ estão sempre em classes de estase (Tabela 9). A maioria das populações apresentou valores críticos na classe 3, porém houve variação no tempo (Tabela 9).

Fazendo uma análise resumida das informações das matrizes de elasticidade, nota-se que mesmo com algumas variações, as classes em estase têm maior contribuição nos valores de λ , e esta contribuição se mantém no tempo (Figura 11). As contribuições de transições para mudança de classe de tamanho (crescimento e regressão) apresentaram pouca contribuição à λ .

As taxas de crescimento populacional (λ) entre as populações da mata contínua e dos fragmentos não diferiram (Tabela 10). As comparações entre as contribuições para λ no crescimento, estase e regressão do tamanho dos indivíduos variou muito entre os anos amostrados (Figura 12). As contribuições das transições de estase em cada classe de tamanho foram opostas entre os períodos de tempo analisados (Figura 12a). No tempo t_1 , a probabilidade do indivíduo permanecer na mesma classe de tamanho foi menor para as classes 1 e 3 nos fragmentos, e no tempo t_2 foi menor nas populações da mata contínua. Em relação às contribuições das transições de crescimento para $\Delta\lambda$, praticamente não existiu diferenças entre as classes entre os fragmentos e a mata contínua em t_2 (Figura 12 b). Em t_1 os valores foram positivos para todas as classes, o que indica uma maior probabilidade, nos fragmentos, de indivíduos passarem para uma classe de maior tamanho (Figura 12 b). A contribuição para $\Delta\lambda$ na regressão de indivíduos (para classes de menor tamanho), foi maior nas populações da mata contínua em t_1 e em t_2 , com exceção da probabilidade da classe 4 ser maior nos fragmentos em t_2 (Figura 12 c).

Discussão

O crescimento em diâmetro de *P. suterella* foi similar ao crescimento obtido para outras espécies de sub-bosque de florestas tropicais do Panamá, Costa Rica e da região amazônica, e inferior ao obtido para seis espécies de sub-bosque da Malásia (Lieberman *et al.* 1985, Manokaran & Kochummen 1987, Finegan *et al.* 1999, Silva *et al.* 2000; Nebel & Maelby 2005). Em média os indivíduos praticamente não cresceram em altura, o que é explicado pela grande porcentagem de danos (quebra) nesses indivíduos. A causa da elevada taxa de danos pode estar associada a distúrbios naturais, como queda de galhos, árvores, e efeitos de perturbações não naturais como pisoteio (na população com maior porcentagem de danos ocorria a entrada de gado). Florestas secundárias podem apresentar taxas de dinâmica mais altas, o que deve elevar a ocorrência de quebras no sub-bosque.

O aumento no crescimento com o tamanho dos indivíduos já foi observado em outros estudos (Condit *et al.* 1995). Tanto o crescimento em altura como em diâmetro não foram afetados pela variação na abertura do dossel e na densidade intraespecífica.

As taxas de mortalidade para todas as áreas foram altas, acima de 6 % ao ano. As taxas de mortalidade encontradas em estudos de florestas tropicais para espécies de sub-bosque são de valores próximos a 2,25% (Manokaran & Kochummen 1987, Condit *et al.* 1995), e taxas altas de mortalidade (> 10 %) são associadas a espécies colonizadoras (Condit *et al.* 1995). O número de indivíduos mortos aumentou em função do isolamento da população e do aumento de densidade de indivíduos. Mortalidade densidade dependente pode ser associada a interações competitivas entre os indivíduos, porém isso afetaria o crescimento, o que não ocorreu. O aumento da taxa de mortalidade provavelmente está ligado a fatores que atuam em maior escala. O isolamento e diminuição do tamanho populacional levaram a maiores taxas de mortalidade nas populações.

Isso pode estar relacionado a intervenções atuais ou passadas, mais frequentes e intensas em populações menores e isoladas.

Como as taxas de mortalidade, as taxas de ingresso aumentaram com a diminuição do tamanho das populações. Como em menor escala não existiu relação entre densidade e ingresso, os fatores relacionados ao maior ingresso devem também estar associados a processos que ocorrem em maior escala. Assim, em populações menores as taxas de troca de indivíduos ocorreram de forma acentuada, o que pode estar relacionada à intensidade e frequência de distúrbios (Denslow 1995).

As altas taxas de mortalidade não foram acompanhadas por altas taxas de ingresso para a maioria das populações. As taxas de ingresso foram menores, o que levou a um declínio do número de indivíduos, variável entre as populações. Essa relação não foi linear em todas as populações, devido a variações dessas taxas no tempo. As duas populações que apresentaram crescimento negativo constante ao longo do tempo, estavam em situações muito diferentes. No caso do fragmento Dit, a entrada de gado foi um fator extremamente determinante para a dinâmica dessa população. O alto crescimento negativo, principalmente de adultos (indivíduos com maiores alturas), reflexo de quebra de ramos principais, aliado a grande taxa de mortalidade de indivíduos jovens, provavelmente causada pelo pisoteio, levaram essa população a um estado crítico de sobrevivência. Provavelmente este fator alterou todo o sub-bosque e a regeneração da área. A taxa de aproximadamente 30 % de mortalidade de jovens, deve comprometer a reposição de indivíduos dessa população. No caso do fragmento Al, que apresentou uma das maiores populações amostradas, o declínio foi resultado da diminuição contínua do número de indivíduos ao longo do tempo.

Os resultados das projeções matriciais indicaram que para a maioria das áreas houve decréscimo do tamanho populacional no intervalo de tempo estudado, o que não representa

necessariamente tendência à extinção. As taxas de crescimento são calculadas para uma situação de probabilidades constantes. Como existiu variação de λ para cada população no tempo, e grande amplitude dos intervalos de confiança, existiu uma certa imprevisibilidade em relação à sobrevivência dessas populações.

Altas contribuições para sobrevivência (estase) no crescimento populacional (λ) e baixas contribuições para a fecundidade e crescimento são frequentemente encontradas em estudos demográficos (Silvertown *et al.* 1996, Silva *et al.* 2000, Picó & Riba 2002, Kwit *et al.* 2004), principalmente relacionadas a espécies lenhosas (Silvertown *et al.* 1993). Espécies longevas e de crescimento lento, mesmo com baixas taxas de fecundidade, podem apresentar sustentabilidade no crescimento populacional pelo aumento da sobrevivência de estádios adultos (Zuidema & Franco 2001).

A variação nos padrões de contribuição à λ no tempo mostraram que se deve ter cautela ao manipular populações em decisões de manejo. Com esses resultados, em situação de necessidade de manejo dessas populações, a indicação seria intervenções nas classes de estase, ou aumentando a sobrevivência ou o número de indivíduos, em caso de $\lambda < 1$, ou os mantendo, no caso de $\lambda > 1$. Porém, existiu alteração dessas classes em cada população no tempo, o que poderia dificultar o planejamento de intervenções. Apenas o conhecimento dessa variação, que implica no acompanhamento das populações em um período de tempo maior, pode levar a determinação de estádios críticos para intervenção (Horvitz & Schemske 1995).

As taxas de crescimento populacional (λ) entre as populações da mata contínua e dos fragmentos não diferiram. As comparações entre as contribuições para λ no crescimento, estase e regressão do tamanho dos indivíduos variou muito entre os anos amostrados, tendo comportamento oposto em algumas situações. Nos fragmentos houve maior probabilidade de indivíduos passarem para uma classe de maior tamanho no primeiro período de estudo, e maior

probabilidade dos indivíduos diminuírem de tamanho na mata contínua. Isso poderia indicar uma tendência ao maior crescimento em fragmentos, porém, como as transições variaram muito no tempo, seria impossível definir padrões para essa espécie em situações distintas na paisagem.

A identificação de mecanismos responsáveis por alterações demográficas em populações depende de um maior tempo de estudo, além do levantamento de diversos fatores de alteração relacionados à diminuição do habitat.

Referências Bibliográficas

- ALVAREZ-BUYLLA, E.R. 1994. Density dependence and patch dynamics in tropical rain forests: matrix models and applications to a tree species. *The American Naturalist* 143:155-191
- BACH, C.E., KELLY, D. & HAZLETT, B.A. 2005. Forest edges benefit adults, but not seedlings, of the mistletoe *Alepis flavida* (Loranthaceae). *Journal of Ecology* 93: 79–86.
- BENÍTEZ-MALVIDO, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380–389.
- BROWN, S. & LUGO A.E. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- BRUNA, E.M. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402: 139.
- BRUNA, E.M. 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia* 132:235–243.
- BRUNA, E.M. 2003. Are plant populations in fragmented habitats recruitment limited? Tests with an Amazonian herb. *Ecology* 84: 932–947.
- BRUNA, E.M. & OLI, M.K. 2005. Demographic effects of habitat fragmentation on a tropical herb: life-table response experiments. *Ecology* 86: 1816–1824.
- CASWELL, H. 1989. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates, Sunderland.
- CASWELL, H. 2001. Matrix population models: construction, analysis, and interpretation. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

- CLARK, D.A. & CLARK, D.B. 1999. Assessing the growth of Tropical Rain Forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications* 9: 981-997.
- CONDIT, R., HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of severe drought. *Ecological Monographs* 65: 419-439.
- CORDEIRO, N.J. & HOWE, H.F. 2001. Low recruitment of trees dispersed by animals in African forest fragments. *Conservation Biology* 15: 1733-1741.
- de KROON, H., PLAISER, A. & van GROENENDAEL J.M. 1986. Elasticity: The relative contribution of demographic parameters to population growth rate. *Ecology* 67:1427-1431.
- DENSLOW, J.S. 1995. Disturbance and diversity in tropical rain forests: the density effect. *Ecological Applications* 5: 962-968.
- EHRLÉN, J. & VAN GROENENDAEL, J. 1998. Direct perturbation analysis for better conservation. *Conservation Biology* 12: 470-474.
- FERREIRA, L.V. & LAURANCE, W.F. 1997. Effects of forest fragmentation on mortality and damage of selected trees in Central Amazonia. *Conservation Biology* 11: 797 -801.
- FINEGAN, B., CAMACHOA M. & ZAMORA, N. 1999. Diameter increment patterns among 106 tree species in a logged and silviculturally treated Costa Rican rain forest. *Forest Ecology and Management* 121: 159-176.
- FOSTER, R.B. 1990. Long-term change in the successional forest community of the Rio Manu floodplain. In: Gentry, A.H. (ed.). *Four neotropical rainforests*, pp. 565-572. Yale University Press, New Haven and London.
- GENTRY, A.H & TERBORGH, J. 1990. Composition and dynamics oh the Cocha Cashu “mature” floodplain forest. In: Gentry, A.H. (ed.). *Four neotropical rainforests*, pp. 542-564. Yale University Press, New Haven and London.
- GIBBS, J.P. 2001. Demography versus habitat fragmentation as determinants of genetic variation in wild populations. *Biological Conservation* 100: 15-20
- GRANDISOLI, E.A.C. 1997. Biologia reprodutiva e estrutura da população de *Psychotria suterella* Muell. Arg. (Rubiaceae) em um fragmento de mata secundária em São Paulo (SP). Dissertação (Mestrado), Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Ecologia.
- GODÍNEZ-ALVAREZ, H. & VALIENTE-BANUET, A. 2004 Demography of the columnar cactus *Neobuxbaumia macrocephala*: a comparative approach using population projection matrices. *Plant Ecology* 174: 109-118.
- HAMILTON, C.W. 1989. A revision of Mesoamerican *Psychotria* subg. *Psychotria* (Rubiaceae). Part.1: Introduction and species. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 67 -111.

- HORVITZ, C.C. & SCHEMSKE, D.W. 1995. Spatiotemporal variation in demographic transitions of a tropical understory herb: projection matrix analysis. *Ecological Monographs* 65: 155–192.
- HUBBELL, S.P. & FOSTER, R.B. 1990. Structure, dynamics and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado island. In: Gentry, A.H. (ed.). *Four neotropical rainforests*, pp.522-541. Yale University Press, New Haven and London.
- JULES, E.S. 1998. Habitat fragmentation and demographic change for a common plant: *Trillium* in old-growth forest. *Ecology* 79: 1645-1656.
- KÉRY, M & GREGG, K.B. 2003. Effects of life-state on detectability in a demographic study of the terrestrial orchid *Cleistes bifaria*. *Journal of Ecology* 91: 265–273.
- KINUPP, V.F. & MAGNUSSON, W.E. 2005. Spatial patterns in the understorey shrub genus *Psychotria* in central Amazonia: effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology* 21: 363-374.
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia*. México: Fondo de Cultura Econômica.
- KWIT, C, HORVITZ, C & PLATT, W. 2004. Conserving slow-growing, long lived tree species: input from demography of a rare understory Conifer, *Taxus floridana*. *Conservation Biology* 18: 432- 443.
- LANDE, R. 1988. Genetics and demography on biological conservation. *Science* 241: 1455-1460.
- LAURANCE W.F., DELAMONICA, P., LAURANCE, S.G., VASCONCELOS H.L. & LOVEJOY, T.E. 2000. Rainforest fragmentation kills big trees. *Nature* 404: 836.
- LAURANCE, W.F. . 2002. Hyperdynamism in fragmented habitats. *Journal of Vegetation Science* 13: 595-602.
- LIEBERMAN, D., LIEBERMAN, M., HARTSHORN, G. & PERALTA R. 1985. Growth rates and age-size relationships of tropical wet forest trees in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 1: 97-109.
- LOPES, L.E. 2002. *Biologia Reprodutiva de Psychotria suterella* (Rubiaceae): Efeitos da Fragmentação de Habitat e de Conexão Estrutural. Dissertação (Mestrado), Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Ecologia.
- MANOKARAN, M. & KOCHUMMEN, K.M. 1987. Recruitment, growth and mortality of tree species in a lowland Dipterocarp Forest in Peninsular Malaysia. *Journal of Tropical Ecology* 3: 315-330.

- MATOS, D.M.S., FRECKLETON, R.P. & WATKINSON, A.R. 1999. The role of density dependence in the population dynamics of a tropical palm. *Ecology* 80: 2635- 2650.
- MEEKINS, J.F. & MCCARTHY, B.C. 2002. Effect of population density on the demography of an invasive plant (*Alliaria petiolata*, Brassicaceae) population in a southeastern Ohio Forest. *The American Midland Naturalist* 147:256–278.
- MESQUITA, R., DELAMONICA, P. & LAURANCE, W.F. 1999. Effects of surrounding vegetation on edge-related tree mortality in Amazonian forest fragments. *Biological Conservation* 91: 129-134.
- METZGER, J. P. & SIMONETTI, C. 2003. Estrutura da paisagem em Caucaia do Alto. Anexo I. In: Metzger, J. P. Conservação da Biodiversidade em Paisagens Fragmentadas no Planalto Atlântico de São Paulo. III Relatório Anual FAPESP (Programa BIOTA/FAPESP, Processo Nº 99/05123-4).
- MYERS, N., MITTERMEIER, R.A., MITTERMEIER, C.G., FONSECA, G.A.B. & KENT, J. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858.
- NEBEL, G. & MEILBY, H. 2005. Growth and population structure of timber species in Peruvian Amazon flood plains. *Forest Ecology and Management* 215: 196–211.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & FONTES, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810.
- PICÓ, F.X. & RIBA, M. 2002. Regional-scale demography of *Ramonda myconi*: Remnant population dynamics in a preglacial relict species. *Plant Ecology* 161: 1–13.
- PIMM, S.L., JONES, H.L. & DIAMOND, J. 1988. On the risk of extinction. *The American Naturalist* 132: 757-785.
- SABESP. 1997. Programa de Conservação do Sistema Cotia. Relatório Conclusivo (tomo 3): Avaliação Ambiental. SABESP/Fundação Brasileira para o Desenvolvimento Sustentável, São Paulo.
- SILVA, J.F., TREVISAN, M.C., ESTRADA, C.A. & MONASTERIO, M. 2000. Comparative demography of two giant caulescent rosettes (*Espeletia timotensis* and *E. spicata*) from the high tropical Andes. *Global Ecology and Biogeography* 9: 403–413.
- SILVERTOWN, J., FRANCO M., PISANTY, I. & MENDOZA, A. 1993. Comparative plant demography: Relative importance of life-cycle components to the finite rate of increase in woody and herbaceous perennials. *Journal of Ecology* 81: 465-476.
- SILVERTOWN, J., FRANCO, M. & MENGES E. 1996. Interpretation of elasticity matrices as an aid to the management of plant populations for conservation. *Conservation Biology* 10: 591-597.

- SWAINE, M.D. & LIEBERMAN, D. 1987. Note on the calculation of mortality rates. *Journal of Ecology* 3: ii-iii.
- THOMSON, D.M. 2005. Matrix models as a tool for understanding invasive plant and native plant interactions. *Conservation Biology* 19: 917–928.
- VALVERDE, T. & SILVERTOWN, J. 1998. Variation in the demography of a woodland understory herb (*Primula vulgaris*) along the forest regeneration cycle: projection matrix analysis. *Journal of Ecology* 86: 545 –562.
- ZUIDEMA, P. A. & FRANCO, M. 2001. Integrating vital rate variability into perturbation analysis: an evaluation for matrix population models of six plant species. *Journal of Ecology* 89: 995–1005.

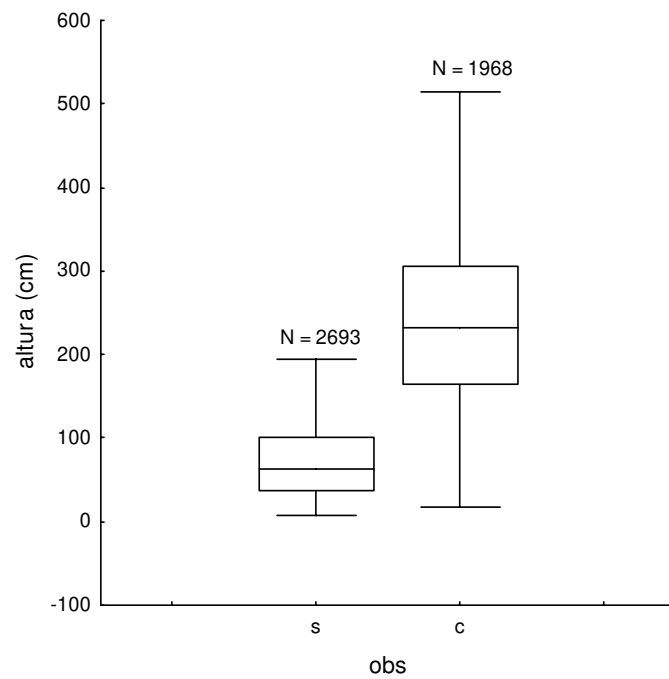


Figura 1 - Variação da altura (cm) dos indivíduos amostrados sem frutos (s) e com frutos (c) de *P. suterella*. Linhas horizontais no interior das caixas = mediana; limites das caixas = percentis (25%); linhas horizontais = valores mínimos e máximos.

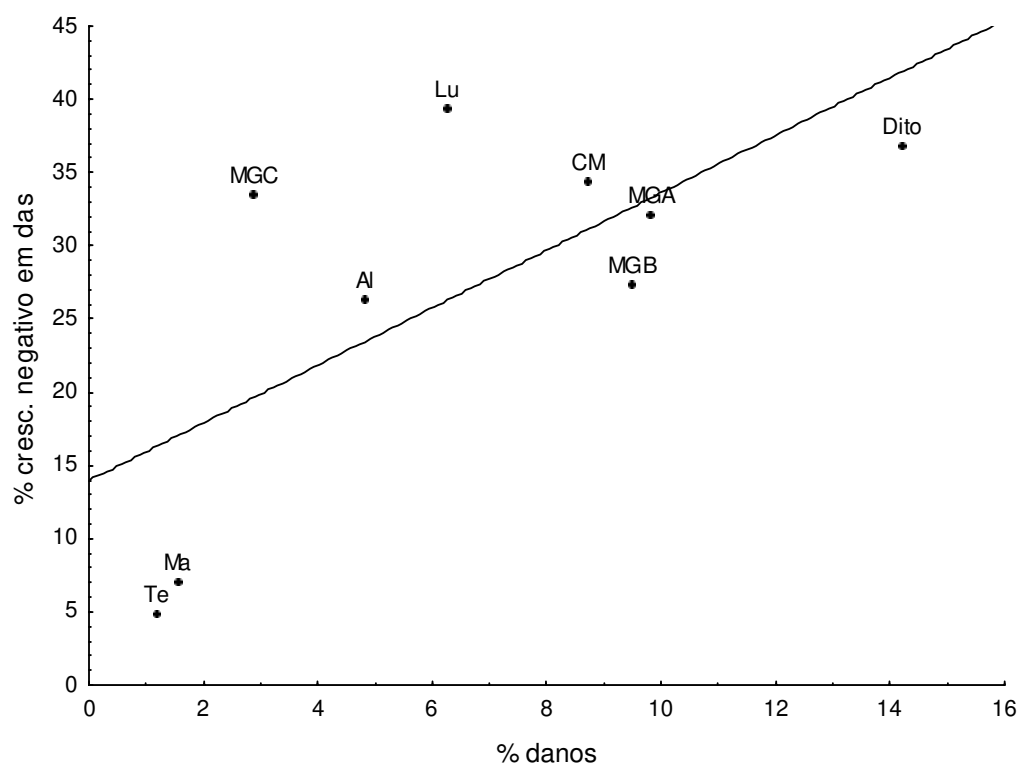


Figura 2 - Relação entre a porcentagem de crescimento negativo e a porcentagem de danos dos indivíduos de *Psychotria suterella*. $y = 0,14 + 2,01 \cdot x$.

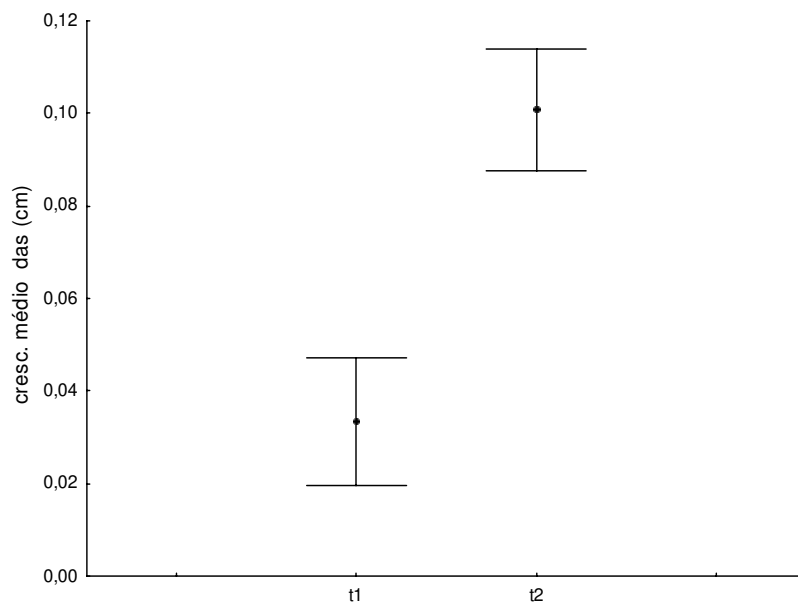


Figura 3 - Variação no tempo de crescimento em diâmetro de indivíduos amostrados de *P. suterella*. Pontos = média; linhas horizontais = desvio-padrão.

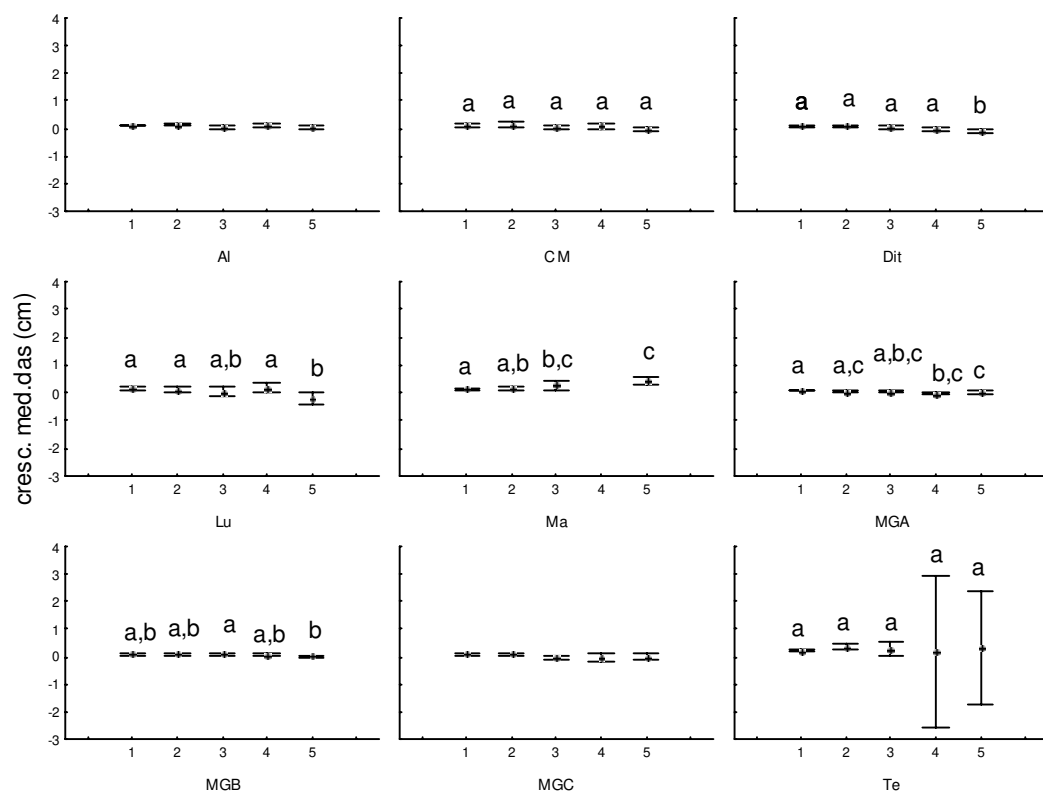


Figura 4 - Comparação entre médias de crescimento em DAS (cm/ano) entre classes de tamanho por fragmento amostrado. As letras diferentes indicam diferença na distribuição das médias de crescimento entre as áreas (Teste Tukey: $p < 0,05$).

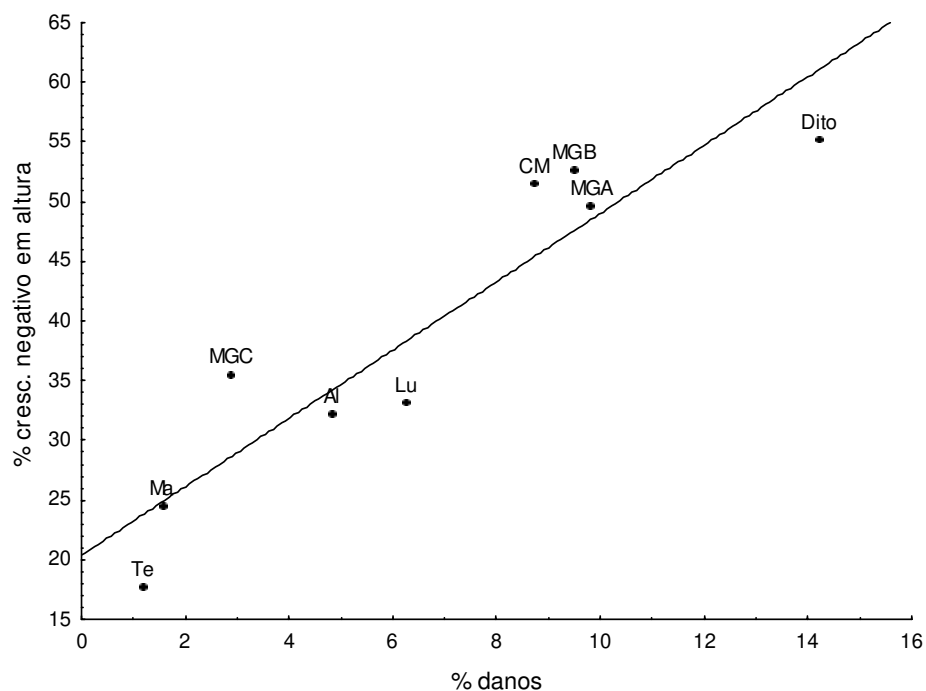


Figura 5 - Relação entre a porcentagem de crescimento negativo em altura e a porcentagem de danos dos indivíduos de *Psychotria suterella*. $y = 0,20 + 3,12 \cdot x$.

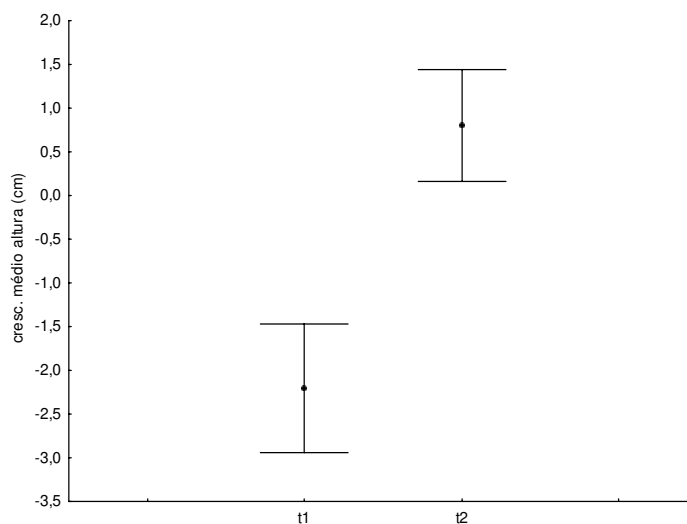


Figura 6 - Variação no tempo da média e desvio padrão do crescimento em altura de indivíduos amostrados de *Psychotria suterella*.

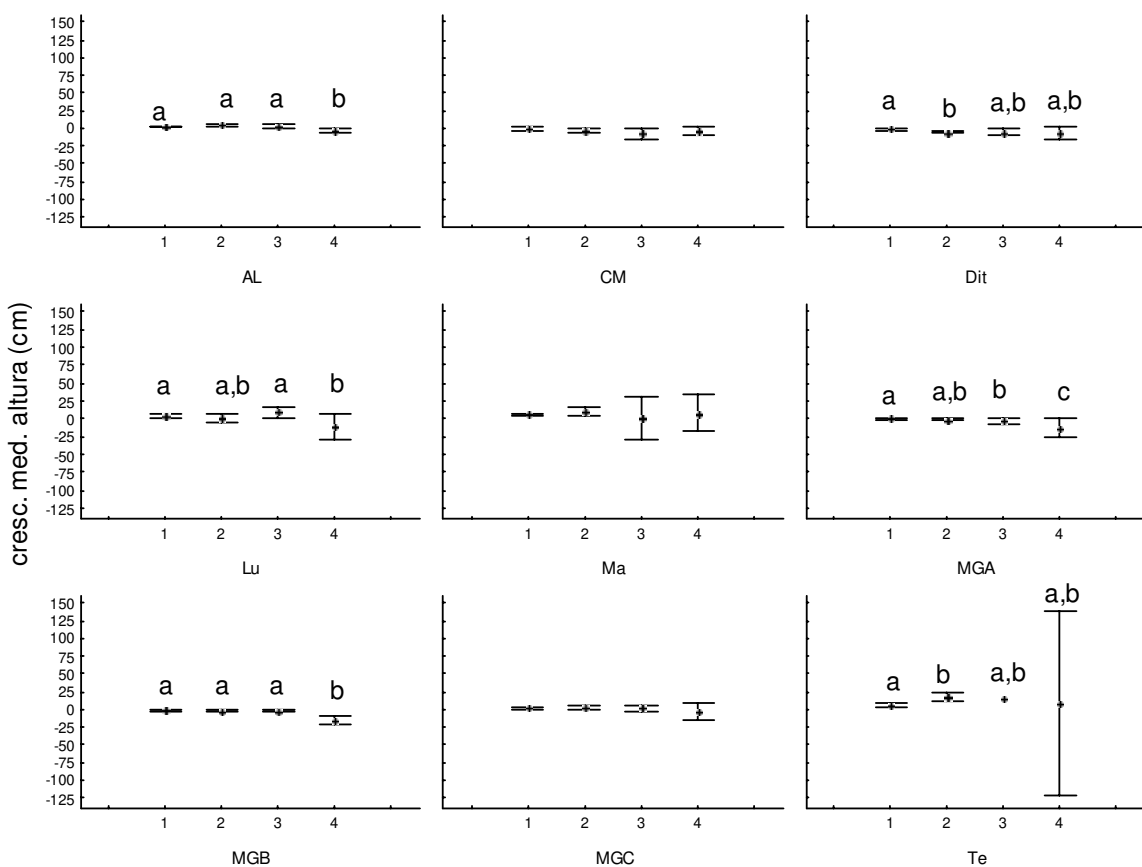


Figura 7 - Comparação entre médias de crescimento em altura (cm/ano) entre classes de tamanho por fragmento amostrado. As letras diferentes indicam diferença na distribuição das médias de crescimento entre as áreas (Teste Tukey: $p < 0,05$).

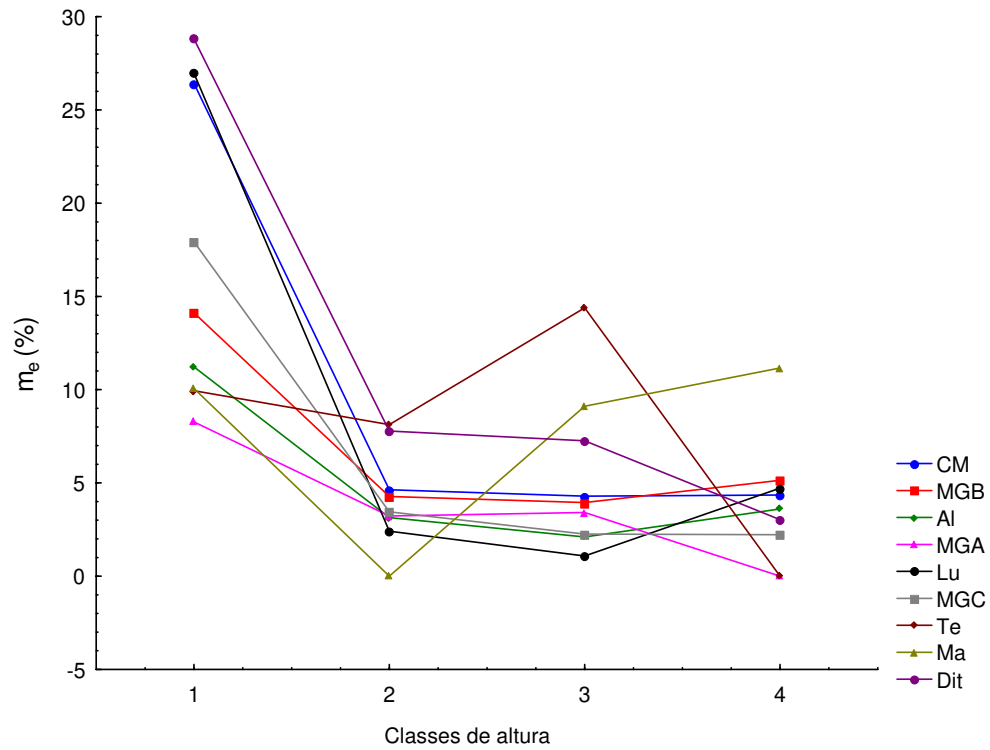


Figura 8 - Taxas de mortalidade (m_e) por classe de altura em cada fragmento amostrado.

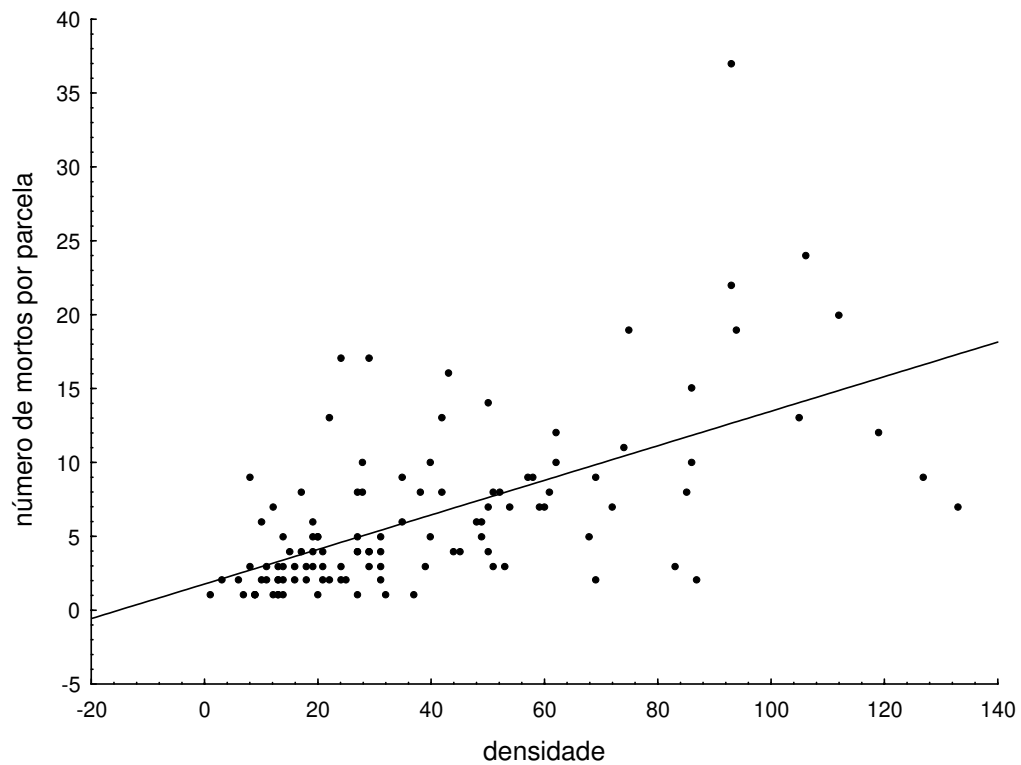


Figura 9 - Relação entre o número de indivíduos mortos por parcela e a densidade de indivíduos de *Psychotria suterella* ($r^2 = 0,36$, $p < 0,01$; $y = 1,77 + 0,12 \cdot x$).

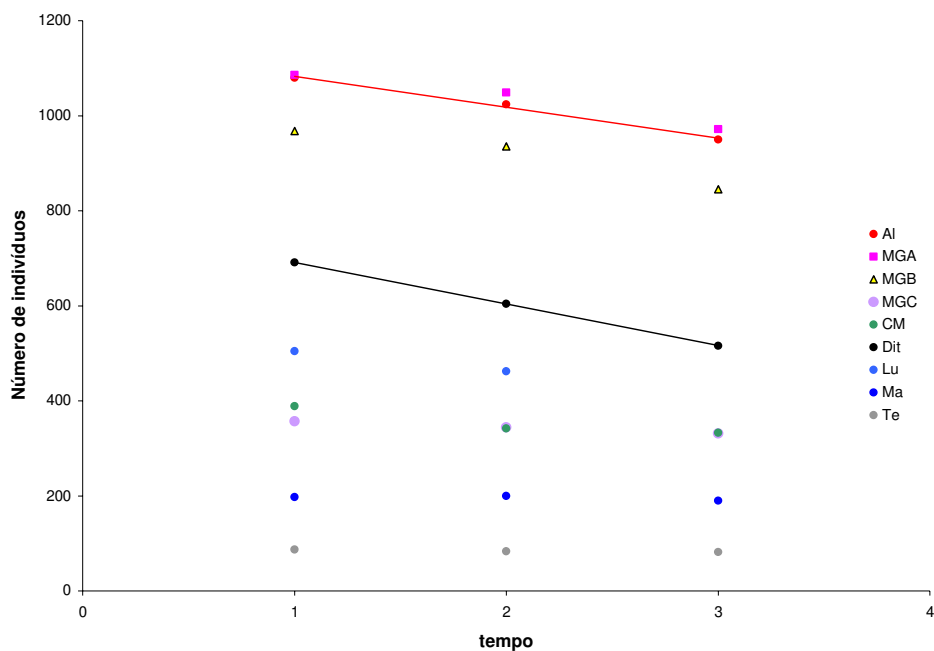


Figura 10 - Número de indivíduos amostrados em cada fragmento em três anos. As retas indicam as populações com relação significativa entre o número de indivíduos amostrados e o tempo (AI: $y = 1083 - 65 x$; Dit: $y = 691,17 - 87,5 * x$).

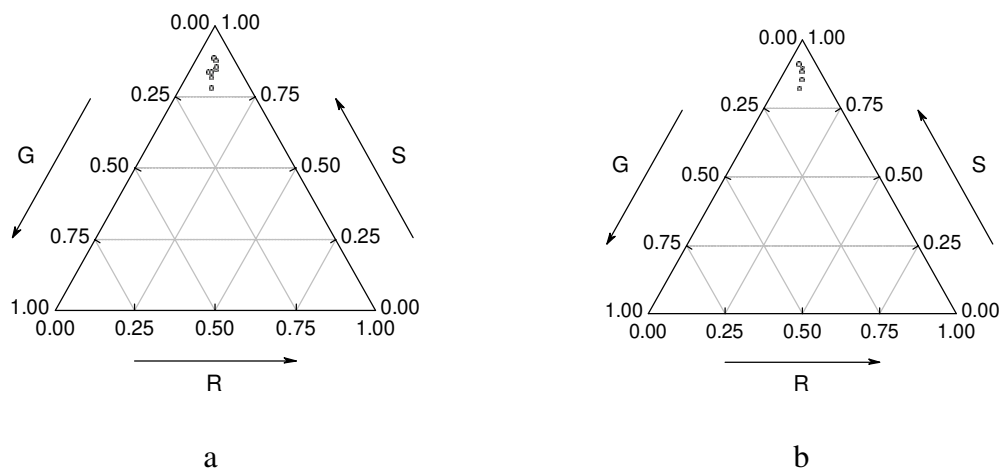


Figura 11 - Triângulo demográfico de elasticidade das populações em t1 (a) e t2 (b). (G = soma das probabilidades de passagem para classes maiores; R = soma das probabilidades de passagem para classes menores e S = soma das probabilidades de classes que permaneceram com o mesmo tamanho).

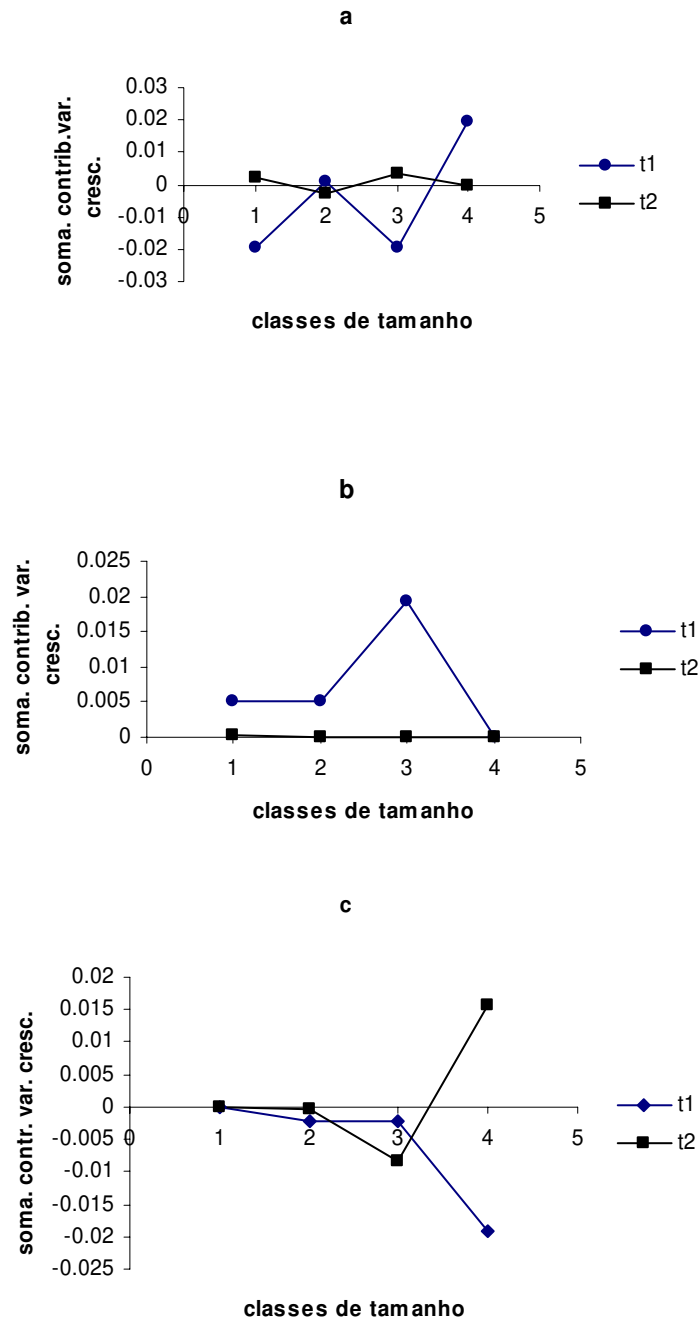


Figura 12 - Contribuição dos elementos da matriz: estase (a), crescimento (b) e regressão (c), em diferenças anuais na taxa de crescimento populacional ($\Delta\lambda$), calculadas a partir de “Experimento de respostas de tabelas de vida” (LTRE), entre populações de fragmentos e de mata contínua.

Tabela 1 - Média e desvio padrão (dp) do crescimento anual em diâmetro (cm) de *Psychotria suterella* por fragmento amostrado. N = número de indivíduos analisados, sit. pais. = situação na paisagem. As letras diferentes indicam diferença das médias de crescimento entre as áreas (Teste Tukey: $p < 0,5$).

Pop.	sit. pais.	N	média cresc. DAS	dp
MGA	Floresta Contínua	925	0,0 ^a	0,2
Dit	Isolado	466	0,0 ^a	0,3
MGC	Floresta Contínua	270	0,0 ^{a,b}	0,2
Lu	Conectado	403	0,0 ^{a,b}	0,7
CM	Isolado	201	0,1 ^{a,b}	0,3
MGB	Floresta Contínua	790	0,1 ^{a,b}	0,3
Al	Conectado	874	0,1 ^{b,c}	0,3
Ma	Conectado	154	0,2 ^{c,d}	0,2
Te	Isolado	62	0,3 ^d	0,2
Total		4145	0,1	0,3

Tabela 2 - Média e desvio padrão (dp) do crescimento anual em diâmetro (cm) por classe de tamanho de *Psychotria suterella*. As letras diferentes indicam diferença na distribuição das médias de crescimento entre as classes de das (Teste Tukey: $p < 0,5$).

classe	N	cresc. médio	dp
1	1252	0,1 ^a	0,2
2	1041	0,1 ^a	0,2
3	754	0,1 ^a	0,3
4	452	0,1 ^a	0,3
5	646	0,0 ^b	0,5
Total	4145	0,1	0,3

Tabela 3 - Média e desvio padrão (dp) do crescimento anual em altura (cm) de *Psychotria suterella* por fragmento amostrado. As letras diferentes indicam diferenças na distribuição das médias de crescimento entre as áreas (Teste Tukey: $p < 0,01$).

frag	N	média de cresc.	dp
Te	62	9 ^a	14
Ma	155	7 ^a	12
Lu	387	2 ^a	34
MGC	263	2 ^{a,b}	15
Al	848	2 ^a	14
MGA	916	-1 ^{b,c}	10
CM	188	-4 ^{c,d}	18
Dit	456	-4 ^{c,d}	15
MGB	771	-4 ^d	17
Total	4046	0	17

Tabela 4 - Média e desvio padrão (dp) do crescimento anual em altura (cm) por classe de tamanho de *Psychotria suterella*. As letras diferentes indicam diferenças na distribuição das médias de crescimento entre as classes de altura (Teste Tukey: $p < 0,01$)

classe	N	cresc med	dp
1	1813	1 ^a	10
2	1167	0 ^b	15
3	651	-1 ^b	22
4	415	-8 ^c	33
Total	4046	0	18

Tabela 5 - Taxas de mortalidade (m_e), ingresso (i), incremento populacional (r) das populações de *P. suterella* amostradas. (N = número inicial de indivíduos, M = número de indivíduos mortos em 2 anos; I = número de indivíduos ingressantes em 2 anos; me cl1 = taxa de mortalidade na classe 1; me cl2 = taxa de mortalidade na classe 2; me cl3 = taxa de mortalidade na classe 3 e me cl4 = taxa de mortalidade na classe 4). Letras diferentes indicam diferenças significativas de indivíduos mortos e ingressantes (Qui-quadrado $p < 0,05$)

Frag.	N	M	m_e	I	i	r	me cl1	me cl2	me cl3	me cl4
MGA	1086	131	0,064 ^a	17	0,008 ^{a,b}	-0,055	0,083	0,032	0,034	0,000
Alc	1080	144	0,072 ^a	14	0,006 ^{a,b}	-0,064	0,112	0,031	0,021	0,036
MGB	968	132	0,073 ^a	9	0,005 ^a	-0,068	0,141	0,043	0,039	0,051
MGC	357	56	0,085 ^a	30	0,040 ^{c,d}	-0,038	0,179	0,034	0,023	0,022
Ma	197	32	0,089 ^{a,b}	25	0,060 ^c	-0,018	0,101	0,000	0,091	0,112
CM	389	64	0,090 ^a	8	0,010 ^{a,b}	-0,078	0,264	0,046	0,043	0,044
Ter	87	15	0,095 ^{a,c}	10	0,054 ^{c,d}	-0,030	0,099	0,081	0,144	0,000
Lu	504	118	0,125 ^{b,c}	34	0,033 ^d	-0,044	0,270	0,024	0,011	0,047
Dito	691	193	0,164 ^c	18	0,013 ^b	-0,146	0,288	0,078	0,073	0,030

Tabela 6 - Resultados do teste de Qui-quadrado das comparações entre taxas de mortalidade (m_e) das populações amostradas. * $p < 0,01$; ** $p < 0,05$.

Pops.	Al	MGA	MGB	MGC	CM	Dit	Lu	Ma
Al								
MGA	0,52							
MGB	0,10	0,76						
MGC	0,77	2,10	0,54					
CM	1,49	3,30	1,13	0,02				
Dit	37,99 *	47,25 *	33,88 *	11,89 *	10,96 *			
Lu	17,00 *	22,99 *	15,00 *	4,82 **	4,03 **	1,65		
Ma	0,69	1,68	0,51	0,00	0,00	6,49 *	2,59	
Te	0,52	1,11	0,41	0,02	0,00	2,38	0,80	0,00

Tabela 7 - Resultados do teste de Qui-quadrado das comparações entre taxas de ingresso (i) das populações amostradas. * $p < 0,01$; ** $p < 0,05$.

Pops.	Al	MGA	MGB	MGC	CM	Dit	Lu	Ma
Al								
MGA	0,11							
MGB	0,32	1,15						
MGC	39,33 *	34,17 *	44,14 *					
CM	0,64	0,16	1,94	12,77 *				
Dit	3,32	1,77	5,83 **	15,03 *	0,12			
Lu	25,62 *	25,86 *	34,73 *	0,51	8,89 **	10,02 **		
Ma	60,52 *	53,76 *	66,49 *	1,71	22,32 *	27,25 *	4,69 *	
Te	32,36 *	57,60 *	39,51 *	0,37	13 **	13,13 *	1,46	0,00

Tabela 8 - Resultados das matrizes de projeção obtidas para *P. suterella* em nove populações nos períodos de tempo t1 e t2.

		cl1	cl2	cl3	cl4	distr. obs.	distr. estável	λ (IC 95%)
2001/2002 - 2002/2003								
AI	cl1	0,838	0,061	0,004	0,010	0,478	0,101	0,979 (0,961-1,039)
	cl2	0,075	0,798	0,052	0,000	0,251	0,149	
	cl3	0,005	0,114	0,876	0,057	0,124	0,376	
	cl4	0,000	0,004	0,072	0,905	0,147	0,373	
	n	562	263	97	158			
MGA	cl1	0,910	0,103	0,013	0,013	0,642	0,514	0,97 (0,932-1,068)
	cl2	0,040	0,827	0,104	0,000	0,239	0,272	
	cl3	0,003	0,063	0,811	0,250	0,103	0,176	
	cl4	0,000	0,000	0,047	0,750	0,016	0,038	
	n	708	255	106	16			
MGB	cl1	0,874	0,134	0,010	0,014	0,341	0,501	0,958 (0,918 -1,082)
	cl2	0,050	0,794	0,135	0,045	0,296	0,296	
	cl3	0,003	0,053	0,793	0,180	0,244	0,157	
	cl4	0,003	0,007	0,042	0,737	0,119	0,047	
	n	317	281	237	133			
MGC	cl1	0,753	0,105	0,038	0,038	0,366	0,170	1,000 (0,976-1,024)
	cl2	0,130	0,717	0,029	0,043	0,314	0,156	
	cl3	0,007	0,183	0,897	0,130	0,253	0,504	
	cl4	0,000	0,000	0,074	0,783	0,067	0,170	
	n	146	120	68	23			
CM	cl1	0,600	0,072	0,022	0,010	0,199	0,074	0,929 (0,896-1,104)
	cl2	0,053	0,796	0,118	0,000	0,307	0,201	
	cl3	0,000	0,088	0,635	0,073	0,208	0,193	
	cl4	0,000	0,000	0,176	0,865	0,287	0,532	
	n	95	113	85	96			
Dit	cl1	0,731	0,116	0,060	0,042	0,455	0,345	0,903 (0,870-1,130)
	cl2	0,030	0,800	0,135	0,029	0,328	0,381	
	cl3	0,003	0,051	0,730	0,176	0,164	0,197	
	cl4	0,000	0,005	0,045	0,765	0,053	0,077	
	n	331	215	111	34			
Lu	cl1	0,645	0,139	0,081	0,075	0,372	0,226	0,973 (0,939-1,061)
	cl2	0,105	0,770	0,043	0,031	0,273	0,219	
	cl3	0,009	0,127	0,774	0,138	0,214	0,316	
	cl4	0,005	0,000	0,151	0,769	0,141	0,238	
	n	220	126	93	65			
Ma	cl1	0,887	0,390	0,425	0,342	0,780	0,684	1,065 (0,901-1,099)
	cl2	0,057	0,857	0,000	0,000	0,135	0,187	
	cl3	0,000	0,095	0,750	0,000	0,055	0,056	
	cl4	0,000	0,000	0,083	1,000	0,030	0,073	
	n	159	21	12	5			
Te	cl1	0,787	0,165	0,115	0,115	0,627	0,452	0,962 (0,946-1,055)
	cl2	0,115	0,800	0,000	0,000	0,277	0,321	
	cl3	0,000	0,150	0,750	0,000	0,072	0,227	
	cl4	0,000	0,000	0,000	0,500	0,024	0,000	
	n	61	20	4	2			

Tabela 8 (Cont.) - Resultados das matrizes de projeção obtidas para *P. suterella* em nove populações nos períodos de tempo t1 e t2.

	cl1	cl2	cl3	cl4	distr. obs.	distr. estável	λ (IC 95%)
2002/2003 - 2003/2004							
AI	cl1	0,804	0,069	0,046	0,022	0,442	0,959 (0,936-1,064)
	cl2	0,057	0,848	0,079	0,000	0,269	
	cl3	0,002	0,070	0,787	0,060	0,135	
	cl4	0,000	0,000	0,079	0,901	0,154	
	n	489	257	127	151		
MGA	cl1	0,866	0,111	0,036	0,027	0,632	0,952 (0,922-1,078)
	cl2	0,027	0,844	0,037	0,059	0,241	
	cl3	0,000	0,032	0,870	0,235	0,109	
	cl4	0,000	0,000	0,056	0,706	0,019	
	n	672	250	108	17		
MGB	cl1	0,793	0,041	0,008	0,008	0,316	0,934 (0,915-1,085)
	cl2	0,031	0,812	0,039	0,009	0,290	
	cl3	0,000	0,087	0,825	0,180	0,275	
	cl4	0,000	0,004	0,083	0,730	0,120	
	n	319	277	228	111		
MGC	cl1	0,746	0,184	0,101	0,101	0,378	0,951 (0,920-1,081)
	cl2	0,032	0,769	0,138	0,087	0,305	
	cl3	0,000	0,111	0,782	0,087	0,248	
	cl4	0,000	0,000	0,046	0,826	0,069	
	n	126	108	87	23		
CM	cl1	0,912	0,075	0,018	0,018	0,219	0,943 (0,927-1,074)
	cl2	0,000	0,876	0,085	0,000	0,294	
	cl3	0,000	0,029	0,817	0,122	0,219	
	cl4	0,000	0,000	0,070	0,847	0,267	
	n	68	105	71	98		
Dit	cl1	0,724	0,140	0,019	0,009	0,444	0,931 (0,889-1,111)
	cl2	0,033	0,717	0,071	0,000	0,306	
	cl3	0,000	0,066	0,768	0,094	0,178	
	cl4	0,000	0,005	0,081	0,875	0,072	
	n	275	198	99	32		
Ma	cl1	0,795	0,273	0,273	0,273	0,716	1,075 (0,969-1,081)
	cl2	0,077	1,000	0,000	0,000	0,205	
	cl3	0,000	0,000	0,818	0,167	0,053	
	cl4	0,000	0,000	0,091	0,667	0,026	
	n	156	27	11	6		
Te	cl1	0,846	0,226	0,226	0,226	0,622	1,033 (0,933-1,068)
	cl2	0,058	0,783	0,000	0,000	0,256	
	cl3	0,000	0,087	1,000	0,000	0,098	
	cl4	0,000	0,000	0,000	1,000	0,024	
	n	52	23	6	2		

Tabela 9 - Matrizes de elasticidade de *P.suterella* em nove populações nos tempos t1 e t2.

		2001/2002 - 2002/2003				2002/2003 - 2003/2004			
		cl1	cl2	cl3	cl4	cl1	cl2	cl3	cl4
AI	cl1	0.047	0.005	0.001	0.002	0.072	0.007	0.004	0.003
	cl2	0.007	0.115	0.019	0.000	0.013	0.236	0.017	0.000
	cl3	0.001	0.020	0.395	0.025	0.001	0.023	0.208	0.021
	cl4	0.000	0.001	0.027	0.335	0.000	0.000	0.024	0.371
MGA	cl1	0.389	0.023	0.002	0.000	0.110	0.008	0.003	0.000
	cl2	0.024	0.264	0.021	0.000	0.011	0.184	0.009	0.003
	cl3	0.002	0.022	0.185	0.012	0.000	0.016	0.494	0.030
	cl4	0.000	0.000	0.013	0.043	0.000	0.000	0.034	0.098
MGB	cl1	0.358	0.032	0.001	0.001	0.017	0.002	0.001	0.000
	cl2	0.030	0.278	0.025	0.002	0.003	0.161	0.019	0.002
	cl3	0.002	0.022	0.173	0.012	0.000	0.022	0.507	0.046
	cl4	0.002	0.003	0.009	0.049	0.000	0.001	0.047	0.172
MGC	cl1	0.069	0.009	0.010	0.003	0.061	0.010	0.005	0.002
	cl2	0.021	0.107	0.014	0.007	0.017	0.281	0.041	0.009
	cl3	0.001	0.034	0.530	0.026	0.000	0.056	0.321	0.013
	cl4	0.000	0.000	0.037	0.132	0.000	0.000	0.024	0.160
CM	cl1	0.072	0.007	0.004	0.003	0.000	0.000	0.000	0.000
	cl2	0.013	0.236	0.017	0.000	0.000	0.203	0.015	0.000
	cl3	0.001	0.023	0.208	0.021	0.000	0.015	0.350	0.038
	cl4	0.000	0.000	0.024	0.371	0.000	0.000	0.038	0.339
Dit	cl1	0.064	0.011	0.003	0.001	0.006	0.001	0.000	0.000
	cl2	0.013	0.385	0.034	0.003	0.002	0.032	0.008	0.000
	cl3	0.002	0.034	0.250	0.024	0.000	0.008	0.227	0.041
	cl4	0.000	0.005	0.023	0.151	0.000	0.001	0.040	0.635
Lu	cl1	0.058	0.012	0.010	0.007				
	cl2	0.026	0.184	0.015	0.008				
	cl3	0.003	0.036	0.319	0.043				
	cl4	0.001	0.000	0.057	0.220				
Ma	cl1	0.315	0.038	0.012	0.013	0.156	0.055	0.000	0.000
	cl2	0.063	0.261	0.000	0.000	0.055	0.734	0.000	0.000
	cl3	0.000	0.025	0.060	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000
	cl4	0.000	0.000	0.013	0.200	0.000	0.000	0.000	0.000
Te	cl1	0.347	0.052	0.026	0.000	0.141	0.009	0.023	0.000
	cl2	0.077	0.382	0.000	0.000	0.031	0.098	0.000	0.000
	cl3	0.000	0.026	0.090	0.000	0.000	0.023	0.676	0.000
	cl4	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

Tabela 10 - Resultados das matrizes de projeção obtidas para *P. suterella* em populações de fragmentos e de mata contínua, nos períodos de tempo t1 e t2.

		cl1	cl2	cl3	cl4	distr. obs.	λ (IC 95%)
2001/2002 - 2002/2003							
Mata Cont.	cl1	0.77	0.10	0.05	0.04	0.97	0,97 (0,93-1,07)
	cl2	0.07	0.80	0.08	0.01	0.87	
	cl3	0.00	0.09	0.76	0.09	0.74	
	cl4	0.00	0.00	0.10	0.86	0.66	
	n	390	219	137	57		
Fragmentos	cl1	0.88	0.12	0.02	0.02	0.95	0,95 (0,93-1,07)
	cl2	0.05	0.79	0.11	0.04	0.85	
	cl3	0.00	0.08	0.82	0.18	0.73	
	cl4	0.00	0.00	0.05	0.74	0.65	
	n	238	126	67	60		
2002/2003 - 2003/2004							
Mata Cont.	cl1	0.79	0.10	0.04	0.03	0.94	0,94 (0,92-1,08)
	cl2	0.05	0.81	0.07	0.00	0.85	
	cl3	0.00	0.06	0.79	0.09	0.77	
	cl4	0.00	0.00	0.08	0.88	0.66	
	n	372	212	141	50		
Fragmentos	cl1	0.83	0.09	0.03	0.03	0.95	0,95 (0,92-1,08)
	cl2	0.03	0.82	0.06	0.03	0.87	
	cl3	0.00	0.07	0.83	0.17	0.76	
	cl4	0.00	0.00	0.07	0.74	0.70	
	n	202	123	69	59		

Capítulo 4

Germinação de sementes de *Psychotria suterella* Müll. Arg. (Rubiaceae) em uma paisagem fragmentada de Floresta Atlântica no sudeste do Brasil

Resumo

A redução do tamanho populacional de plantas pela fragmentação de habitats pode causar alterações na variabilidade genética com conseqüências na diminuição da germinabilidade de sementes em populações. Foram feitas comparações entre taxas de germinação e velocidade de germinação em populações de *Psychotria suterella* localizadas em mata contínua e fragmentos de Floresta Atlântica secundária. Não existiram diferenças na porcentagem de germinação entre as populações. A velocidade de germinação variou entre as populações, e foi maior em mata contínua. A diferença nas velocidades de germinação nas duas situações da paisagem é pequena, mas pode indicar um princípio de alterações nas características das sementes em fragmentos. Características das populações desta espécie como reprodução vegetativa, ciclo de vida longo e alta sobrevivência nos estádios de desenvolvimento, indicam que declínios populacionais causados por fragmentação de habitat podem ocorrer de forma lenta.

palavras-chave: germinação, sementes, *Psychotria suterella*, fragmentação, Floresta Atlântica

Abstract

The populational decrease by fragmentation may cause genetic alterations with consequences in the seeds germination in the populations. Comparisons were made between

germination speed in *Psychotria suterella* (Rubiaceae) populations situated in continuous rainforest and fragments of secondary Atlantic Rainforest. There were no differences in the germination percentage among the populations. The germination speed varied among the populations, and was higher in the continuous rainforest. The difference in germination speed between both landscape situations is small but may indicate the beginning of alterations in the seed characteristics in fragments. Characteristics in this species populations such as clonal propagation, long life stage, and high survival in the development stages indicate that populational decreases caused by habitat fragmentation may occur slowly.

Introdução

A fragmentação de florestas e conseqüente isolamento e diminuição de populações de plantas podem afetar processos demográficos, relacionados à regeneração (Benitez-Malvido 1998, Bruna 2002). A regeneração está ligada à sobrevivência e crescimento em estádios iniciais de desenvolvimento, como indivíduos jovens, plântulas e sementes. Se sementes escaparem da predação e forem dispersas, elas podem não germinar por fatores genéticos ou ambientais ligados à diminuição do habitat (Menges 1991, Morgan 1999, Hobbs & Yates 2003).

Em populações pequenas e isoladas, o endocruzamento e a deriva genética podem levar a alterações da variabilidade genética intrapopulacional, podendo ocorrer uma diminuição da adaptabilidade futura a mudanças ambientais (Lande 1988, Heschel & Paige 1995, Young *et al.* 1996). A redução da aptidão diante da baixa variação genética, pode ser observada em estágios iniciais de desenvolvimento da planta como produção de frutos, sementes e germinação (Menges 1991, Heschel & Paige 1995, Morgan 1999).

Os efeitos de fatores ambientais relacionados à fragmentação no comportamento de germinação de sementes ainda são pouco conhecidos. Os fatores ambientais de regulação da

germinação seriam a luminosidade, temperatura, umidade e profundidade da serapilheira (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993m Santos & Valio 2002). Em áreas fragmentadas, o efeito de borda e perturbações antrópicas podem diminuir a umidade, aumentar a temperatura, a penetração de luz no solo e afetar o acúmulo de serapilheira, o que pode alterar as taxas de germinação de sementes de várias espécies (Didham 1998, Bruna 1999, Yates *et al.* 1996, Santos & Valio 2002).

Em estudo realizado em fragmentos de floresta atlântica secundária no sudeste do Brasil, observou-se menor número de indivíduos de populações de *Psychotria suterella* de áreas fragmentadas e isoladas, quando comparadas a uma área de floresta contínua (Capítulo 1), e aumento de ingressantes com a diminuição do tamanho das populações (Capítulo 3). Com a expectativa de que a diminuição do tamanho populacional e isolamento podem levar a alterações nas taxas de germinação, foram feitas as seguintes questões: 1) Existem diferenças nas taxas e velocidade de germinação entre populações de *Psychotria suterella*? 2) A descontinuidade do habitat leva a alterações nas taxas e velocidade de germinação dessas populações?

Material e Métodos

Área de Estudo

A área do estudo localiza-se entre os municípios de Cotia e Ibiúna, estado de São Paulo (23°35'S a 23°50'S; 46°45'W a 47°15'W), em paisagem caracterizada por uma floresta contínua (Reserva Florestal do Morro Grande) e fragmentos florestais em estágio secundário (Figura 1). A altitude da região varia de 850 m a 1.100 m. O clima é do tipo Cwa (Köppen 1948), temperado e chuvoso. As médias máximas de temperatura são de 27°C e as mínimas são de 11°C (SABESP 1997). A média pluviométrica anual é de aproximadamente 1.400 mm, com meses frios e secos de abril a agosto. A vegetação da região pode ser classificada como “Floresta Ombrófila Densa

baixo Montana” (Oliveira-Filho & Fontes 2000), sendo uma transição entre Floresta Ombrófila Densa e Floresta Estacional Semidecidual. A floresta do Morro Grande é composta por um mosaico de florestas em diferentes estádios de sucessão, com 9.400 ha. Na região oeste da Reserva existe uma paisagem fragmentada dominada por áreas abertas, caracterizadas por campos agrícolas (33% de cobertura), construções rurais e áreas urbanas (15%), vegetação natural em estádios iniciais de regeneração (10%), florestas secundárias (31%) e plantações de eucalipto (7%, Metzger & Simonetti 2003).

Espécie

Psychotria suterella Müll. Arg. (Rubiaceae), que apresenta hábito arbustivo-arbóreo, alcançando até 7 m de altura, típica de sub-bosque e freqüentemente encontrada em fragmentos da região, em grande densidade. Trata-se de uma espécie heterostílica, auto-incompatível e dependente de polinizadores para formação de frutos e sementes (Lopes 2002). Os principais polinizadores são abelhas do gênero *Bombus*, borboletas e beija-flores (Lopes 2002). A florada ocorre de janeiro a março e a frutificação de setembro a maio (Lopes com. pess.). Há evidências de reprodução vegetativa para esta espécie, sendo a produção de clones feita exclusivamente por estolões. *Psychotria* é o maior gênero da família Rubiaceae, com número estimado de 700 espécies Neotropicais (Hamilton 1989). É um gênero rico em espécies de sub-bosque em florestas tropicais e um importante recurso na dieta de animais frugívoros (Kinupp & Magnusson 2005).

Coleta de Dados

No final da temporada de frutificação de 2001, foram coletados em média 10 frutos maduros de 10 indivíduos em 10 áreas diferentes. Foram amostradas 3 áreas em floresta contínua e sete fragmentos (Tabela 1), totalizando 960 sementes. Foram removidas as polpas dos frutos, e as sementes foram limpas por imersão de solução de hipoclorito de sódio 2% por 10 minutos, de

álcool 70% por 1 minuto e lavadas com água destilada. Posteriormente foram depositadas em gerbox sob papel filtro, e colocadas em germinador calibrado para manter temperatura constante de 25 °C, com alternância de fotoperíodo de 12 horas, por luz de lâmpadas fluorescentes brancas. As sementes foram umedecidas com água destilada e acompanhadas diariamente para medição de velocidade e porcentagem de germinação. As sementes foram consideradas germinadas quando observado o crescimento de 1 mm da radícula.

Análises de Dados

Os valores de porcentagens e velocidade de germinação foram transformados na raiz quadrada do arcosseno. O cálculo da velocidade de germinação foi feito através da fórmula: $n_t / \sum n_i * t_i$, onde n_t = número total de sementes germinadas por indivíduo, n_i = número de sementes germinadas no tempo i (t_i) em dias (tempo de germinação, Labouriau 1983).

As médias das porcentagens de germinação, velocidades e tempo de germinação foram comparados por análise de variância e teste Tukey *a posteriori*, com nível de significância a 5%.

Resultados

As porcentagens médias de germinação das populações amostradas foram altas, e variaram entre 66 e 82%. Não houve diferenças nas taxas de germinação entre as populações (Figura 1; ANOVA: $F = 0,47$; $gl = 9$; $p > 0,05$), nem entre as populações de mata contínua, fragmentos conectados e de fragmentos isolados (Figura 2; ANOVA: $F = 0,60$; $gl = 2$; $p > 0,05$)

As sementes demoraram em média 60 dias para germinar. O tempo médio de germinação variou entre as populações (ANOVA: $F = 4,14$; $gl = 9$; $p < 0,001$). Populações em mata contínua apresentaram tempo de germinação menor do que as populações dos fragmentos (ANOVA: $F = 7,19$; $gl = 1$; $p < 0,01$).

A velocidade de germinação foi em média 0,019 sementes germinadas por dia, e variou entre as populações (Figura 3; ANOVA: $F = 4,57$; $gl = 9$; $p < 0,001$). Populações em mata contínua apresentaram velocidade média de germinação ($0,020 \pm 0,004$ sementes/dia) maior do que as populações dos fragmentos isolados ($0,017 \pm 0,003$ sementes/dia; ANOVA: $F = 4,09$; $gl = 2$; $p < 0,05$; Figura 4). A média da velocidade de germinação dos fragmentos conectados não diferiram das demais médias.

Discussão

As taxas de germinação não variaram entre as populações, indicando que a redução de habitat não influenciou a germinabilidade das sementes produzidas nas diferentes áreas. Lopes (2002) em estudo no mesmo local, porém em condições não controladas, obteve o mesmo resultado para a espécie. Bruna (1999) observou diminuição na porcentagem de germinação de sementes de *Heliconia acuminata* produzidas em fragmentos de floresta amazônica, provavelmente relacionada às condições ambientais desfavoráveis relacionadas aos fragmentos. No presente estudo as sementes foram germinadas sob mesma condição, sendo excluídas as condições ambientais que poderiam alterar as taxas de germinação.

Vários estudos não encontraram reduções nas taxas de germinação com a redução do tamanho populacional ou relacionadas com a fragmentação (Eisto *et al.* 2000, Kery *et al.* 2000, Costin *et al.* 2001, Lopes 2002). Provavelmente o tempo de isolamento (gerações) e diminuição do tamanho populacional não foram suficientes para que alterações genéticas pudessem ocorrer (Morgan 1999), ou as espécies estudadas não são sensíveis a esses fatores (Hobbs & Yates 2003).

A menor velocidade de germinação de sementes produzidas em fragmentos isolados foi de apenas uma semana. A demora na germinação pode ser causada por uma menor permeabilidade das sementes à água e oxigênio, ou por dormência associada à imaturidade do

embrião ou balanço inadequado de fatores de crescimento como hormônios, por exemplo (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993). Diferenças intraespecíficas na permeabilidade já foram observadas para algumas espécies, e estão ligadas a diferenças na espessura da testa das sementes, que está relacionada a diferenças na probabilidade de dessecação (Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993).

A velocidade de germinação é muito variável entre espécies (Garwood 1983, Vázquez-Yanes & Orozco-Segovia 1993, Kyereh *et al.* 1999, Paz *et al.* 1999). Em estudo de 335 espécies em floretas tropicais da Malásia, o tempo para germinação completa variou de uma semana a um ano (Ng 1980 *apud* Kyereh *et al.* 1999).

A velocidade de germinação, e a possível dormência de sementes, podem estar associadas a condições favoráveis para germinação em relação à luz, às estações chuvosas e à competição. A emergência tardia pode ser uma vantagem quando a competição entre plântulas for menos intensa, ou ser uma característica neutra, comum em espécies tolerantes à sombra que não se beneficiam pela rápida emergência (Garwood 1983). As sementes analisadas neste estudo foram coletadas no final da época de frutificação, no início do período de menor precipitação, o que pode explicar a demora de mais de 4 semanas para início de germinação.

A susceptibilidade de uma espécie aos efeitos da fragmentação do habitat pode depender das características como resiliência a distúrbios e dependência reprodutiva de sementes (Hobbs & Yates 2003). Características das populações desta espécie como reprodução vegetativa, ciclo de vida longo e alta sobrevivência nos estádios de desenvolvimento, indicam que declínios populacionais causados pela fragmentação do habitat podem ocorrer de forma lenta. A germinabilidade de sementes dessa espécie não foi afetada pela descontinuidade do habitat.

Bibliografia

- BENITEZ-MALVIDO, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12: 380-389.
- BRUNA, E.M. 1999. Seed germination in rainforest fragments. *Nature* 402: 139.
- BRUNA, E.M. 2002. Effects of forest fragmentation on *Heliconia acuminata* seedling recruitment in central Amazonia. *Oecologia* 132: 235- 243.
- COSTIN, B.J., MORGAN, J.W. & YOUNG, A.G. 2001. Reproductive success does not decline in fragmented populations of *Leucochrysum albicans* subsp. *albicans* var. *tricolor* (Asteraceae). *Biological Conservation* 98: 273-284.
- DIDHAM, R.K. 1998. Altered leaf-litter decomposition rates in tropical forest fragments. *Oecologia* 116: 397- 406.
- EISTO, A.K., KUITUNEN, M., LAMMI, A. SARRI, V., SUHONEN, J., SYRJASSUO, S. & TIKKA, P.P. 2000. Population persistence and offspring fitness in the rare bellflower *Campanula cervicaria* in relation to population size and habitat quality. *Conservation Biology* 14: 1413-1421.
- GARWOOD, N.C. 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs* 53: 159-181.
- HAMILTON, C.W. 1989. A revision of Mesoamerican *Psychotria* subg. *Psychotria* (Rubiaceae). Part.1: Introduction and Species. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 67 -111.
- HESCHEL, S.M. & PAIGE, K.N. 1995. Inbreeding depression, environmental stress, and population size variation in Scarlet Gilia (*Ipomopsis aggregata*). *Conservation Biology* 9: 126-133.
- HOBBS, R.J. & YATES, C.J. 2003. Impacts of ecosystem fragmentation in plant populations: generalising the idiosyncratic. *Australian Journal of Botany* 51: 471-488.
- KERY, M., MATTHIES, D. & SPILLMANN, H. 2000. Reduced fecundity and offspring performance in small population of the declining grassland plants *Primula veris* and *Gentiana lutea*. *Journal of Ecology* 88: 17-30.
- KINUPP, V.F. & MAGNUSSON, W.E. 2005. Spatial patterns in the understorey shrub genus *Psychotria* in central Amazonia: effects of distance and topography. *Journal of Tropical Ecology* 21: 363 –374.
- KÖPPEN, W. 1948. *Climatologia*. México: Fondo de Cultura Econômica.

- KYEREH, B., SWAINE, M.D. & THOMPSON, J. 1999. Effect of light on the germination of forest trees in Ghana. *The Journal of Ecology* 87: 772-783.
- LABOURIAU, L.G. 1983. A germinação das sementes. Washington: Secretaria da OEA.
- LANDE, R. 1988. Genetics and demography on biological conservation. *Science* 241: 1455-1460.
- LOPES, L.E. 2002. Biologia reprodutiva de *Psychotria suterella* (Rubiaceae): efeitos da fragmentação de habitat e de conexão estrutural. Dissertação (Mestrado), Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, Departamento de Ecologia.
- MENGES, E.S. 1991. Seed germination percentage increases with population size in a fragmented prairie species. *Conservation Biology* 5: 158-164.
- METZGER, J. P. & SIMONETTI, C. 2003. Estrutura da paisagem em Caucaia do Alto. Anexo I. In: Metzger, J. P. Conservação da Biodiversidade em Paisagens Fragmentadas no Planalto Atlântico de São Paulo. III Relatório Anual FAPESP (Programa BIOTA/FAPESP, Processo No 99/05123-4).
- MORGAN, J.W. 1999. Effects of population size on seed production and germinability in an endangered, fragmented grassland plant. *Conservation Biology* 13: 266-273.
- OLIVEIRA-FILHO, A.T. & FONTES, M.A.L. 2000. Patterns of floristic differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the influence of climate. *Biotropica* 32: 793-810
- PAZ, H., AZER, S.J. & MARTINEZ-RAMOS, M. 1999. Seed mass, seedling emergence, and environmental factors in seven rain forest *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* 80: 1594-1606.
- SABESP. 1997. Programa de Conservação do Sistema Cotia. Relatório Conclusivo (tomo 3): Avaliação Ambiental. SABESP/Fundação Brasileira para o Desenvolvimento Sustentável, São Paulo.
- SANTOS, S.L. & VALIO, I.F.M. 2002. Litter accumulation and its effect on seedling recruitment in a Southeast Brazilian Tropical Forest. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 89-92.
- VÁZQUEZ-YANES, C. & OROZCO-SEGOVIA, A. 1993. Patterns of seed longevity and germination in the Tropical Rainforest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 69-87.
- YATES, C.J., HOBBS, R.J. & BELL, R.W. 1996. Factors limiting the recruitment of *Eucalyptus salmonophloia* in remnant woodlands. III. Conditions necessary for seed germination. *Australian Journal of Botany* 44: 283-296.
- YOUNG, A., BOYLE, T. & BROWN, T. 1996. The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 413-418.

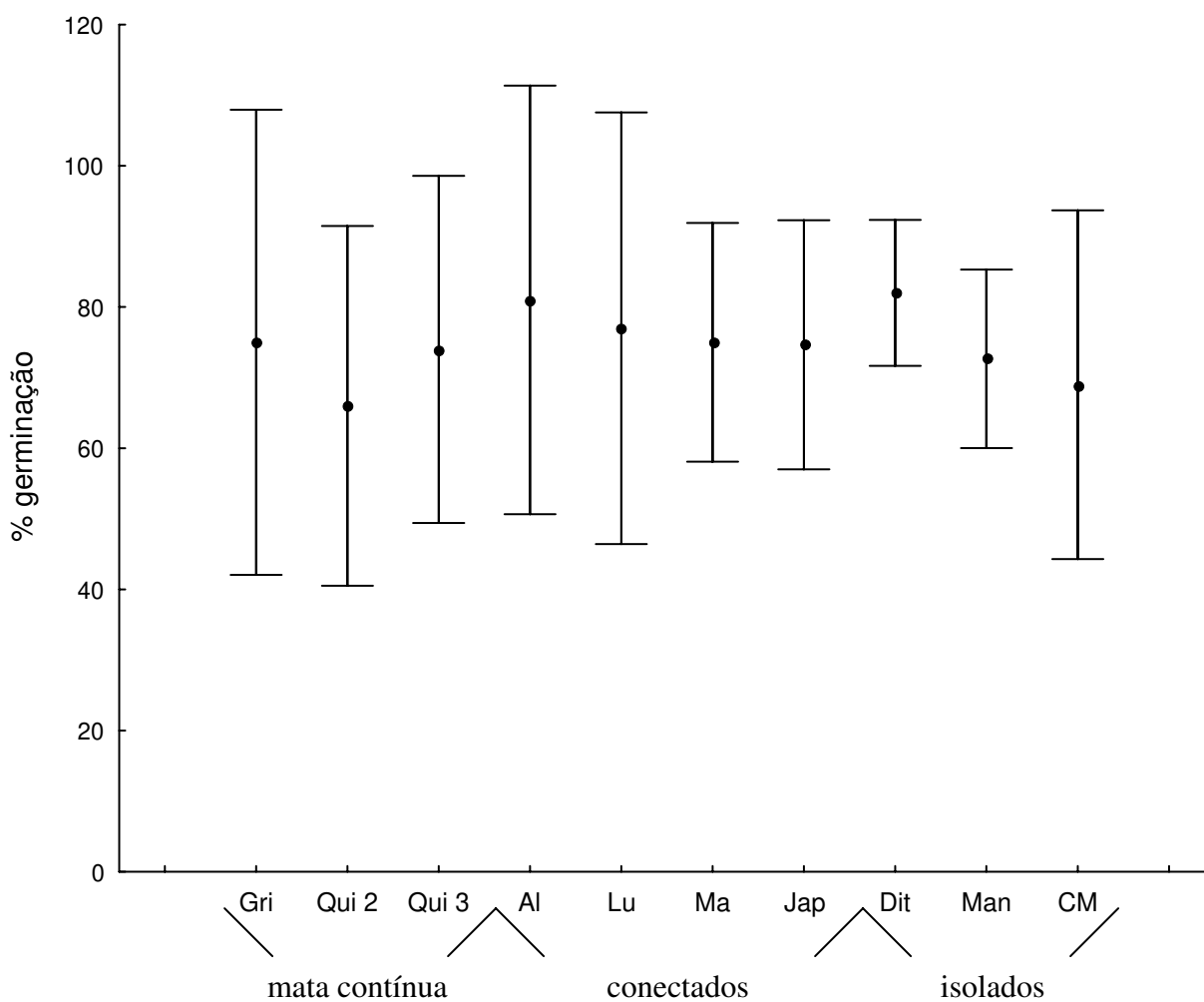


Figura 1 - Variação da porcentagem de germinação de sementes das populações amostradas de *Psychotria suterella*. Ponto = média; barras verticais = desvio padrão.

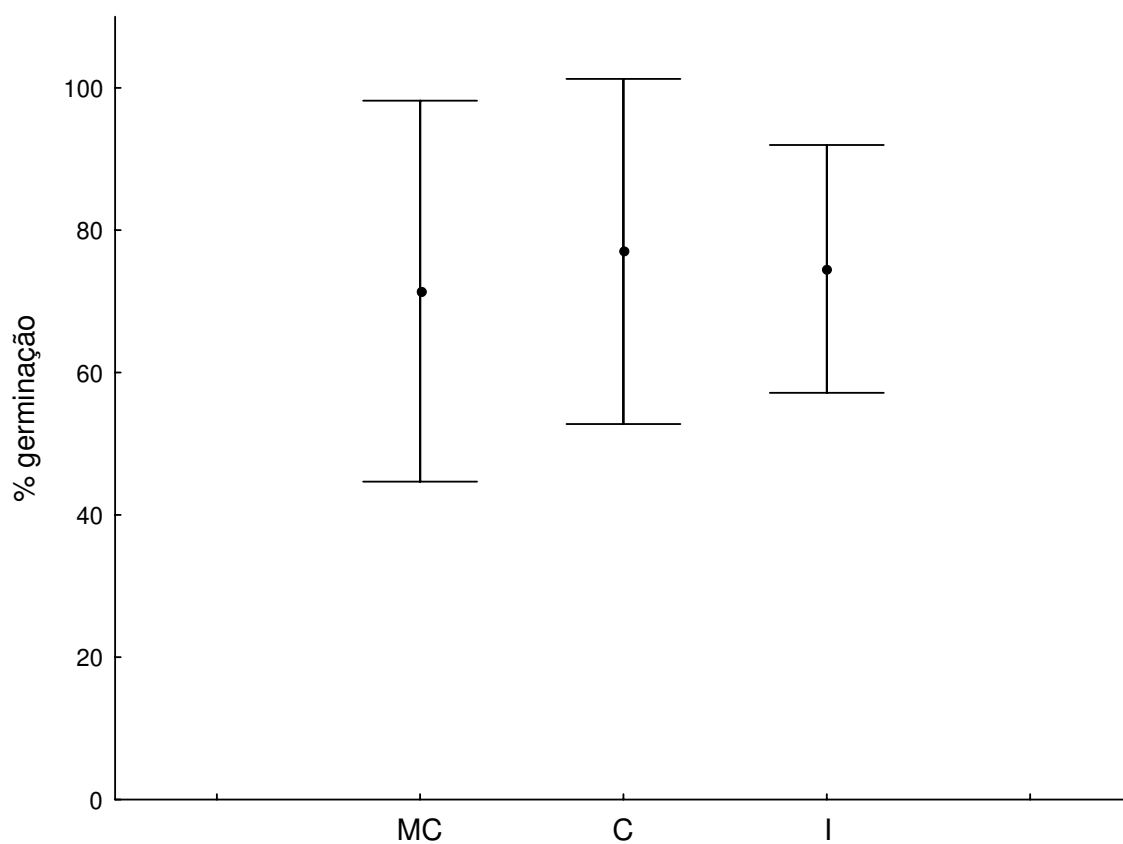


Figura 2 - Variação da porcentagem de germinação de sementes de *Psychotria suterella* em populações de Mata Contínua (MC), fragmentos conectados (C) e fragmentos isolados (I). Ponto = média; barras verticais = desvio padrão.

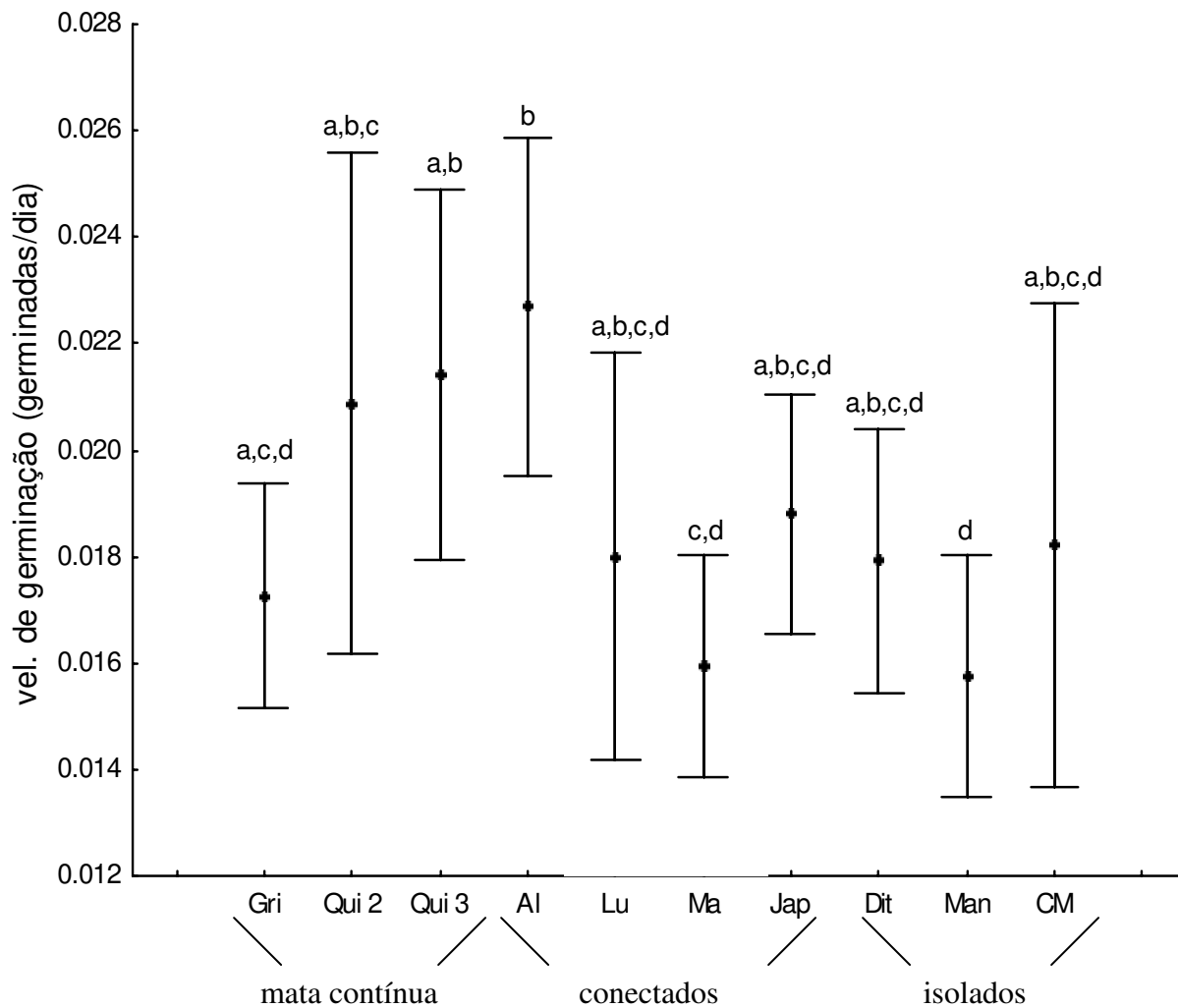


Figura 3 – Variação da velocidade de germinação (sementes germinadas por dia) de sementes das populações amostradas de *Psychotria suterella*. Ponto = média; barras verticais = desvio padrão. Letras diferentes indicam diferenças significativas na distribuição das médias entre as populações (Teste Tukey; $p < 0,001$).

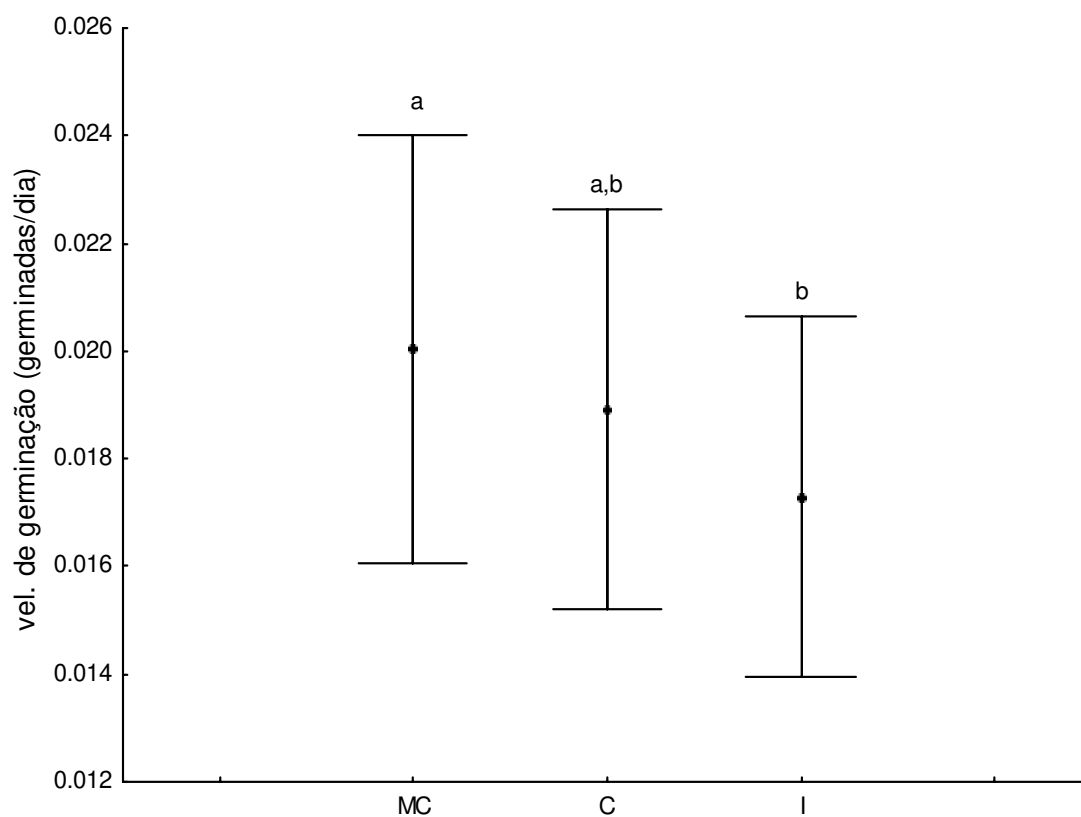


Figura 4 - Variação da velocidade de germinação (sementes germinadas por dia) de sementes de *Psychotria suterella* em populações de Mata Contínua (MC), fragmentos conectados (C) e fragmentos isolados (I). Ponto = média; barras verticais = desvio padrão (Teste Tukey; $p < 0,001$).

Tabela 1 - Áreas de coleta das sementes de *Psychotria suterella* em diferentes situações da paisagem.

Indent. área	Área (ha)	situação na paisagem	N sementes
Gri	9.400,00	floresta contínua	80
Qui 2	9.400,00	floresta contínua	100
Qui 3	9.400,00	floresta contínua	100
Al	4,75	conectado	100
Jap	4,57	conectado	100
Lu	3,63	conectado	100
Ma	3,81	conectado	80
CM	5,48	isolado	100
Dit	4,98	isolado	100
Man	4,57	isolado	100
Total			960

Considerações finais

Esse estudo indicou que a heterogeneidade ambiental e espacial encontrada na paisagem faz com que exista muita variação entre populações de *Psychotria suterella*. A heterogeneidade foi medida por parâmetros como isolamento, tamanho de fragmentos, abertura do dossel e grau de perturbação, e estão relacionadas ao histórico de ocupação da área. As relações das populações com cada fator foram muito variáveis, porém existiram padrões comuns que podem indicar alguns pontos importantes. Fragmentos menores e/ou isolados apresentam populações evidentemente alteradas, pelo tamanho reduzido, alta substituição de indivíduos (por altas taxas de ingresso, crescimento e mortalidade) e padrão de distribuição espacial diferente das demais populações. A grande variação no tempo das taxas de dinâmica populacional sugerem estocasticidade demográfica, porém com tendência ao declínio populacional para todas as populações. Em populações pequenas, provavelmente flutuações de grande amplitude dessas taxas podem levar ao estabelecimento de situações próximas ao limite da extinção. Muitas espécies de plantas que tem vida longa permanecem em populações remanescentes em função do crescimento clonal, exibindo uma baixa susceptibilidade a fragmentação de habitats naturais. *P. suterella* não regenera apenas por sementes, mas também por reprodução vegetativa. Além disso, tem ciclo de vida longo e alta sobrevivência nos estádios de desenvolvimento. Nesse caso, algumas populações podem declinar por um longo período antes de ocorrer extinção.