

José Eugênio Côrtes Figueira

Dinâmica de Populações de *Paepalanthus
polyanthus* (Eriocaulaceae)
na Serra do Cipó, MG

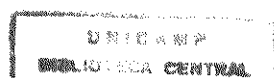
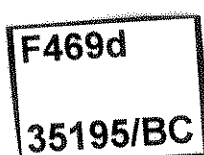
Este exemplar corresponde à redação final
da tese defendida pelo (a) candidato a
José Eugênio Côrtes
Figueira
e aprovada pela Comissão Julgadora
26/06/98 Flávio Antonio
Maes dos Santos

Dissertação apresentada ao Curso de
Pós-Graduação em Ecologia da
Universidade Estadual de Campinas,
como requisito para obtenção do
título de Doutor em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Flavio Antonio
Maes dos Santos

1998

3820224



N.º CIENTÍFICO	
F469d	
V.	Ex.
TOMBO BC/ 35195	
PROC. 395/98	
C	D ☒
PREÇO R\$ 11,00	
DATA 30/09/98	
N.º CPD	

CM-00117051-1

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

Figueira, José Eugênio Côrtes

F469d Dinâmica de populações de *Paepalanthus polyanthus* (Eriocaulaceae)
na Serra do Cipó, MG / José Eugênio Côrtes Figueira. -- Campinas,
SP:[s.n.], 1998.
119f.: ilus.

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

1. Plantas - População. 2. Fogo. 3. Vida - História. I. Santos,
Flavio Antonio Maës dos. II. Universidade Estadual de Campinas.
Instituto de Biologia. III. Título.

Campinas, 26 de junho de 1998



Banca Examinadora:

Titulares

Prof. Dr. Flavio Antonio Mães dos Santos (orientador)

Prof. Dr. Woodruff Whitman Benson

Prof. Dr. Geraldo Wilson Afonso Fernandes

Prof. Dr. Fernando Antônio dos Santos Fernandez

Prof. Dr. Miguel Petrere Jr.

Five handwritten signatures, each on a horizontal line. From top to bottom: 1. "Flavio Antonio Mães dos Santos" (with "fh" at the end). 2. "Woodruff Whitman Benson". 3. "Geraldo Wilson Afonso Fernandes" (with "af" at the end). 4. "Fernando A. S. Fernandez" (with "f" at the end). 5. "Miguel Petrere Jr." (with "MPJ" at the end).

Suplentes

Prof. Dr. João Vasconcellos Neto

Prof. Dr. João Semir

Two horizontal lines, one for "Prof. Dr. João Vasconcellos Neto" and one for "Prof. Dr. João Semir".

Índice

- . Agradecimentos iv
- . Resumo vii
- . Abstract ix

Introdução Geral

- . A Serra do Cipó e as Sempre-Vivas 1
- . *Paepalanthus polyanthus* 2
- . Modelos Matemáticos: Questões e Utilização 3

Capítulo 1

Parâmetros Demográficos, Estrutura das Populações e Padrão Espacial de *P. polyanthus*

- . Resumo 7
- . Introdução 8
- . Materiais e Métodos 10
- . Descrição das Áreas de Estudo 10
- . Marcação e Medidas das Plantas 11
- . Biometria de *P. polyanthus* 11
- . Estrutura das Populações e Transições entre Classes de Tamanho 11
- . Equação de Crescimento e Estimativas das Idades dos Indivíduos 11
- . Curva de Sobrevivência 12
- . Padrão Espacial da População P2 12
- . Taxas e Probabilidades de Floração Natural 15
- . Resultados 15
- . A Arquitetura de *P. polyanthus* 15
- . Estruturas das Populações Aparentemente Não Perturbadas 16
- . Curva de Crescimento e Idade dos Indivíduos 16
- . Curva de Sobrevivência 17
- . A Floração de *P. polyanthus* 18
- . Taxa e Probabilidades de Floração Natural 18
- . Fatores de Mortalidade Naturais em *P. polyanthus* 19
- . Padrão Espacial da População P2 20
- . Discussão 21
- . Biometria e Crescimento de *P. polyanthus* 21
- . Estruturas das Populações Aparentemente Não Perturbadas 22
- . Padrão Espacial de *P. polyanthus* 23
- . Floração e Semelparidade em *P. polyanthus* 25

Capítulo 2

A Influência do Fogo Sobre a Dinâmica de Populações de *P. polyanthus*

- . Resumo 35
- . Introdução 36
- . Materiais e Métodos 38
- . Descrição das Áreas de Estudo 38
- . Ocorrência de Incêndios nos Campos de Altitude 39
- . Probabilidades de Floração Após a Passagem do Fogo 39
- . Estimativas dos Períodos de Tempo Mínimos Sem a Ocorrência de Fogo 40
- . Produção de Capítulos 40
- . Produção de Sementes 40
- . Dispersão das Sementes 41
- . Mudanças na Estrutura da População Pós-Floração em Massa 41
- . Mudanças no Padrão Espacial Pós-Floração em Massa 41
- . Resultados 42
- . Ocorrência de Incêndios nos Campos de Altitude 42
- . Probabilidades de Floração Após a Passagem do Fogo 42
- . Estimativa do Tempo Mínimo Sem a Ocorrência de Fogo 43
- . Produção de Capítulos 43
- . Dispersão dos Capítulos 44
- . Produção de Sementes 44
- . Mudanças na Estrutura das Populações Pós-Floração Induzida por Fogo 44
- . Herbivoria 45
- . Mudanças no Padrão Espacial Pós-Floração Induzida por Fogo 46
- . Discussão 47
- . O Fogo nos Campos de Altitude 47
- . A Sobrevivência à Queima e a Floração Induzida por Fogo 48
- . O Fogo e as Oscilações Populacionais 50
- . Por que *P. polyanthus* é Semélpara? 53

Capítulo 3

O Programa SEMENTES

- . Resumo 59
- . Introdução 60
- . Descrição do Programa 63
- . Funcionamento e Operação do Programa 64
- . Dinâmica de Comunidades Vegetais com o SEMENTES 69

Capítulo 4

Simulações da Dinâmica Temporal de *P. polyanthus* com o Programa SEMENTES

- . Resumo 71
- . Introdução 72
- . Materiais e Métodos 73
- . Modelo Utilizado 73
- . Estruturas e Dinâmicas das Populações Não Perturbadas 76
- . Estruturas e Dinâmicas das Populações Sob Diferentes Regimes de Fogo 77
- . Tamanho Mínimo para Floração 77
- . Mortalidade Devido à Floração 78
- . Resultados 78
- . Dinâmicas das Populações 78
- . Estruturas das Populações Não Perturbadas 80
- . Estruturas das Populações Perturbadas 80
- . Mortalidade Devido à Floração 80
- . Discussão 81
- . Dinâmicas Populacionais 81
- . Estruturas das Populações Não Perturbadas 85
- . Estruturas das Populações Perturbadas 85
- . Tamanho Mínimo para Floração 86

Capítulo 5

Simulações da Dinâmica Espacial de *P. polyanthus* com o Programa SEMENTES

- . Resumo 90
- . Introdução 91
- . Metodologia 93
- . História da População P2 93
- . Correlações Entre os Tamanhos e as Distâncias dos Indivíduos 93
- . Resultados 94
- . Padrão Espacial da População P2 94
- . Tamanho dos Indivíduos x Distância do Vizinho Mais Próximo 96
- . Discussão 97
- . A Dispersão a Curta Distância e os Limites da População 97
- . Reconstituição da História da População P2 97
- . Os Padrões Espaciais de *P. polyanthus* Evidenciam Competição Intraespecífica? 98

Considerações Finais 102

Bibliografia 104

Agradecimentos

- Aos *Paepalanthus polyanthus* por terem nos contado parte de sua bonita história. Peço perdão àqueles indivíduos que morreram acidentalmente durante a execução dos trabalhos de campo;
- À Luciana Marques de Carvalho, Cecília Patrícia Alves Costa, Tatiana Gorete, Luciana Maria de Oliveira, Roberta Ferreira de Brito, estagiárias, amigas e grandes companheiras. Sem elas, este trabalho não teria sido realizado;
- Ao Prof. Flavio Antonio Maes dos Santos (Depto. Botânica/UNICAMP), orientador e amigo, pelos puxões de orelha acertados, pelas valiosas idéias que enriqueceram minha compreensão da dinâmica de *P. polyanthus* e terminaram por induzir o desenvolvimento do programa de análise de padrões espaciais (ANORAK);
- Ao Prof. Rogério Parentoni Martins, que me incentivou durante todo o tempo, acompanhou de perto e criticou o trabalho de forma muito produtiva;
- Ao Biólogo Lúcio Cadaval Bedê, com quem iniciei este estudo e a quem devo o crédito de muitas idéias que estão expostas no capítulo 5;
- À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG), processos CBS 1356/90 e CBS 1249/95, que proporcionou o início e a continuação deste estudo, através de verbas para alimentação, a compra de um micro-computador Pentium, rádios walk-talk para comunicação em campo, dentre outros, e ainda uma bolsa de Iniciação Científica para a aluna Roberta Ferreira de Brito;
- Ao Prof. Geraldo Wilson Fernandes (Depto. Biologia Geral/UFMG), pela amizade, apoio e incentivo constantes e também por ter coordenado a primeira parte deste estudo, possibilitando a obtenção de verbas junto à FAPEMIG;
- Aos funcionários do Parque Nacional da Serra do Cipó, Paulo Sérgio e Ankito (ex-Diretores), Antônio Moreira (funcionário) e Albino (atual Diretor), por permitirem o desenvolvimento desse trabalho, inclusive fazendo uso das dependências do Parque;
- Ao CNPq, pelas bolsas de Iniciação Científicas de Cecília Patrícia Alves Costa, Tatiana Maria Gorete, Luciana Maria de Oliveira e Carlos Abrahan;
- Ao Prof. João Semir (Depto. Botânica/UNICAMP) pelas críticas e exame criterioso da tese, que me abriu novos horizontes;
- Ao Prof. João Vasconcellos Neto (Depto. Zoologia/UNICAMP), por sua amizade e por todo apoio que me deu durante minhas estadias em Campinas;
- À Profa. Terezinha Gontijo (Depto. Biologia Geral/UFMG), pelas críticas ao trabalho, como sempre, extremamente pertinentes;
- Ao Prof. Paulo Takeo Sano (Depto. Botânica/USP), pelas valiosas informações sobre a produção e a dispersão das sementes de *P. polyanthus*;
- Ao Prof. Thomas Lewinsohn, por ter me tranquilizado com a leitura do Capítulo 11 do livro de Gilbert 1989;
- Aos Professores Miguel Petreri, Fábio Scarano e Joni ?, por terem aceitado fazer parte da minha banca examinadora;
- Ao Prof. Renato Assunção (Depto. Estatística/UFMG), pela orientação em algumas das análises;
- Ao Prof. Gustavo Fonseca (Depto. Zoologia/UFMG), por ter me emprestado seu GPS e ao Yure, que decifrou seu funcionamento;
- Às Professoras Edivani Franceschineli (Depto. Botânica/UFMG), e Cláudia Jacobi (Depto. Biologia Geral/UFMG), pelas idéias sobre a biologia reprodutiva da planta;
- Aos Professores João Renato Stehman, Alexandre Salino e Júlio Lombardi (Depto. Botânica/UFMG), pela ajuda com a bibliografia botânica e bons momentos de descontração;
- Aos meus amigos e colegas de Departamento Rodrigo Mata Machado, Miguel Marini, Ricardo M.P. Coelho e Marcos Callisto, que “seguraram as pontas” para mim, nos períodos de maior aperto, inclusive, assumindo algumas de minhas responsabilidades;

- Aos Professores Paulo Márcio Novaes e Romeu C. Guimarães, grandes companheiros de Departamento;
- Ao Anorak, um companheiro que veio para me alegrar, distrair e morder durante infindáveis horas na frente do computador;
- À Isabela, que me deu o Anorak e a honra de sua amizade;
- À minha querida afilhada Cláudia Alves de Magalhães, Caixinha, pelo apoio constante durante minhas idas a Campinas;
- À minha irmã Heloisa, que no final da tese, colocou ordem no caos que reinava em meu quarto;
- À Elisa Gonçalves da Cruz e Filomena Maria Diniz Araújo, cujas guloseimas alegraram minha barriga durante os trabalhos de campo... e em casa;
- À amiga Dulce Rocha, que sempre me incentivava lá de Brasília;
- Aos amigos ictiólogos Carlos Eduardo & Voney, que não ajudaram em nada, mas me fizeram rir muito;
- Ao Prof. Alexandre Lima Godinho (Depto. Zoologia/UFMG), que recuperou na INTERNET os 18 arquivos necessários para a defesa da tese; também por sua grande amizade;
- Ao Marcos Barbeitos, pelo programa para a montagem de fluxogramas;
- À população flutuante do laboratório: Françoise, Fábio, Próspero e ao trio, ou melhor quarteto, Guilherme, seu irmão, Marcelo & Adalberto, que ajudaram nos trabalhos de campo;
- Ao Biólogo Vitor O. Beker, pela identificação da mariposa predadora de *P. polyanthus*;
- Ao Onildo, por ter levado a mariposa pro Vitor Beker;
- Ao Vitor (Fundação Zoobotânica de Belo Horizonte), por ter sido mensageiro do João Semir;
- Ao primo Guilherme Armond, que me ajudou a melhorar a saída gráfica do SEMENTES;
- Ao André Almeida, que me auxiliou na compra do equipamento fotográfico (o que funcionou);
- À Andréa pelo travesseiro com formato de osso, que ajudou muito nas minhas horas de descanso;
- À Tereza Spósito, não só por ser sobrinha do Henfil e do Betinho, mas pela amizade e pela simulação das curvas de crescimento de *P. polyanthus*, por meio de outro processo (confirmando minhas projeções);
- Aos amigos Grilo, Naná, Dorinha e Marcos, grandes companheiros nas horas de aventura;
- À Adriana, amiga sempre presente (embora à distância) & D. Elsa, uma das outras mães que tenho por este mundo afora;
- Aos meus ex-alunos Etel, Kátia, Gabriela, Cássia, Reislá, Juliana, Livia, Lemuel, Luiz, Tatiana, Emanuel, Luciana, Isabel, Dulce, Carla, Maisa, e Marcia que me fizeram muito feliz com sua homenagem;
- À Roberta, pela revisão cuidadosa que fez na tese, conferindo tabelas, bibliografia e, “iscrusive”, corrigindo meu português;
- À Paula Eterovick, que volta e meia ia lá no laboratório me alegrar ... e ver se eu já tinha virado príncipe. Ela também desenhou o mapa com a localização das populações de *P. polyanthus*.
- À Mariléia, pela sua amizade sincera e por ter me perdoado por não ter assistido suas apresentações no Teatro;
- À Luz Maria pelas bonitas músicas que me acompanharam no finalzinho da redação da tese;
- Às funcionárias do Depto. Biologia Geral, Mariângela, Maria Rosa, Nadir, Claudinha, Eucilene e Marina, por ajudarem a alegrar meus dias na Universidade.
- Ao Instituto de Ciências Biológicas da UFMG, que cedeu o transporte para as viagens de campo;
- Aos motoristas Geraldo, Tavares e Lúcio, e ao pessoal dos Serviços Gerais da UFMG, pela sua boa vontade, paciência e bom desempenho, que tornaram as viagens de campo ainda mais agradáveis;

- Ao Curso de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Manejo da Vida Silvestre/UFGM, que também cedeu o carro para algumas viagens de campo;
- Ao Silvio Dias de Alkmim, Chefe da Seção de Observação e Meteorologia Aplicada, do Instituto Nacional de Meteorologia, que forneceu os dados climáticos da Estação Meteorológica de Conceição do Mato Dentro;
- Ao ex-funcionário do ParNa Cipó, Antônio, por nos ter guiado até a população P0;
- À Inês, funcionária do IBAMA/Brasília, por ter agilizado nossa permissão para o trabalho de campo.
- Ao André Martins Carvalho, pelo artigo contendo informações sobre descargas elétricas em Minas Gerais;
- Às Senhoras Ruth e Sônia, que comercializam sempre-vivas no Mercado Central de Belo Horizonte, por permitirem a tomada de fotos em suas lojas;
- Aos meus queridos tios Hélio Armond Werneck Côrtes e Ruth Werneck Côrtes, que partiram durante o meu Doutorado, mas que de algum lugar, lá no Céu, me acompanharam pelos lindos campos da Serra do Cipó;
- Ao querido Sr. Asdrubal, Pai da Andréa, que também não quis esperar minha defesa, pois tinha pressa de encher o céu de boa música;
- Ao Sr. Hugo, Dona Conceição e família, por terem me acolhido tão bem em sua casa;
- Aos meus Pais Francisco e Leticia e irmãos, que sempre me apoiaram e vibraram com minhas pequenas conquistas;
- Ao meu irmão Paulo Sérgio, um grande companheiro, responsável por muitas alegrias;
- Para a Malu, uma namorada muito especial, todas as flores juntas da Serra do Cipó não seriam suficientes para expressar meus agradecimentos e admiração. No entanto, eu sei que ela ficaria feliz com uma única flor.
- Fundo musical: *Genesis*.

Finalmente, deixarei aqui registrada minha indignação e revolta com a política educacional hipócrita do Governo Fernando Henrique Cardoso, intermediada pelo Ministro Paulo Renato, que vorazmente vem destruindo as Universidades Federais, patrimônio inestimável de nossa Nação. Lembrei-me de algo escrito por Carl Sagan, no livro *Os Dragões do Éden*: “Sem o incentivo vigoroso, a longo prazo e contínuo, da pesquisa científica fundamental, ficamos na posição de comer a própria semente que iria gerar o milho. Podemos escapar da desnutrição por mais um inverno, mas teremos extinta a última esperança de sobrevivência para o inverno seguinte”.

Belo Horizonte, 10 de maio de 1998

Resumo

Plantas semélparas com grande longevidade são incomuns. Elas foram descritas pelo menos em 20 famílias, mas não na família Eriocaulaceae. *Paepalanthus polyanthus* ocorre nos campos de altitude (1300-1500m) da Serra do Cipó, MG. Esta planta se desenvolve em solos arenosos e cobertos de gramíneas, em manchas que podem conter milhares de indivíduos. Sua arquitetura é em roseta caulescente, e os maiores indivíduos chegam a atingir 90cm de altura, com idade aproximada de 30 anos.

O crescimento dos indivíduos é lento e indeterminado, cessando somente com a morte. Esta planta tem ciclo de vida semélparo, determinado pela morte das inflorescências, originadas diretamente do meristema apical. Eventos reprodutivos naturais parecem raros e a chance de um indivíduo reproduzir aumenta lentamente com o tamanho, devendo chegar a cerca de 24% nos indivíduos com 1m de altura. Provavelmente grande parte dos indivíduos que sobrevivem à transição semente-plântula irá morrer sem ter reproduzido.

Incêndios de origem antrópica são bastante comuns na região da Serra do Cipó. Eles induzem florações em massa nas populações de *P. polyanthus*. Após a queima, a chance de reprodução aumenta acentuadamente, sendo 100% em indivíduos com altura ≥ 30 cm. Cada indivíduo que floresce produz milhares de sementes que são liberadas simultaneamente, num esforço reprodutivo maciço, que aumenta com o tamanho. Os incêndios desestabilizam a dinâmica desta planta pois, em um intervalo curto de tempo, centenas ou milhares de indivíduos irão florescer e morrer, liberando milhões de sementes. A oscilação populacional que se segue dependerá da estrutura da população no momento de ocorrência do incêndio: populações com predominância de indivíduos de grande porte sofrerão maiores alterações que aquelas com predominância de jovens.

Paepalanthus polyanthus ocorre em manchas, sugerindo a existência de requerimentos específicos para a sobrevivência e germinação das sementes e/ou desenvolvimento das plântulas. Essa distribuição em manchas deve resultar também da dispersão limitada das sementes, que caem no solo ainda no interior dos capítulos, restringindo a área ocupada pela população.

Dentro das manchas, as plântulas tem distribuição agregada. Ao longo do tempo, o grau de agregação tende a diminuir, dando lugar a um padrão mais próximo ao aleatório, observado nos indivíduos de grande porte. A mortalidade parece mais elevada

e o crescimento menor nos indivíduos situados muito próximos uns dos outros, sugerindo competição intraespecífica.

É possível que competição e o fogo tenham influenciado a evolução da semelparidade em *P. polyanthus*, ligada à grande longevidade. Embora imprevisíveis no tempo e no espaço, os incêndios provavelmente tornam o ambiente temporariamente mais favorável ao estabelecimento de sementes e plântulas, com a remoção da densa cobertura de gramíneas e a liberação de nutrientes para o solo. Os indivíduos de *P. polyanthus* deveriam sobreviver por longos períodos de tempo, até a ocorrência de um incêndio. Nessa ocasião, um único e concentrado esforço reprodutivo seria vantajoso. Além disso, com a morte dos indivíduos parentais, as plântulas teriam mais espaço, água e nutrientes para seu desenvolvimento.

Um modelo baseado em indivíduos, desenvolvido para simular a dinâmica de *P. polyanthus* (programa SEMENTES) foi capaz de reproduzir os principais eventos que parecem caracterizar a dinâmica espacial e temporal desta espécie. Simulações realizadas com o SEMENTES indicam que incêndios ocorrendo a intervalos longos de tempo desestabilizam drasticamente a dinâmica da população. Elas também sugerem que o fogo poderia ser usado no manejo de populações e que os padrões espaciais, que indicariam competição intraespecífica, podem se originar por outros processos. Além disso, as simulações ajudaram a investigar características da história-de-vida e reconstituir a provável história de populações desta planta.

Abstract

Semelparous plants with long life span are uncommon in nature. This phenomenon was described for at least 20 plant families, while no information is available for Eriocaulaceae. *Paepalanthus polyanthus* is a rosette plant that occurs in patches on sandy soils in the rupestrian fields (1300-1500m) of Serra do Cipó, SE Brazil. Larger individuals attain 90cm high and age 30 years approximately.

The growth of this species is continuous, ending with the death of the individual. *Paepalanthus polyanthus* has a semelparous life cycle which results from their composed inflorescence, grown from the apical meristem. The rate of natural reproduction is very small, rising slowly with size, reaching 24% in 1m high individuals. Most of the individuals surviving to the seed-seedling transition may die before reproducing.

Man-made fires are very common in the region of Serra do Cipó and induce mass flowering in *P. polyanthus*. After burning, the chances of flowering increases steeply with size, levelling off to 100% in ≥ 30 cm high individuals.

Each flowering individual produces thousands of seeds, which are released almost simultaneously in a huge reproductive effort. Reproductive effort, on the other hand, rises with plant size. Mass flowering breaks the stability of populations, since hundreds or thousands individuals flourish and die. Furthermore, they release millions of seeds in the area. The population structure during fire determine the oscillation extent: a population composed predominantly of large individuals suffer larger changes than a population composed by large fraction of small individuals.

Paepalanthus polyanthus occurs in soil patches, suggesting specific requirements to seed germination, survival and/or seedling development. On the other hand, this well defined distribution could be a consequence of the limited dispersion of the seeds, which lack special structures for long distance dispersion.

The distribution pattern of *P. polyanthus* within their patches suggests the occurrence of intraspecific competition. Through time intraspecific competition would increase the dispersion of individuals within the population, as a result of higher mortality rates of those individuals close together, and improve the development of the more isolated ones.

In spite of their unpredictability in time and space, fires can turn the environment more favourable to seedling establishment, eliminating the dense grass, and releasing nutrients to the soil. Thus, fire may favor the evolution of semelparity and increased

longevity. Individuals would survive for long periods of time until they are hit by fire. At this time, a single and concentrated reproductive effort would be advantageous.

Semelparity also can be a strategy to reduce competition for water, nutrient, and space. After the death and decomposition of the parental plant, nutrients would return slowly to the soil, becoming available for the development of their seedlings. This would be advantageous especially in the nutrient-poor and dry soils where *P. polyanthus* occurs.

The program SEMENTES, an individual based model developed to simulate the dynamics of *P. polyanthus*, reproduce the main events that seems to characterize the plant spatial and temporal dynamics. Simulations using the program suggest that fires occurring at longer time intervals drastically disrupt the population dynamics. They also suggest that fires could be used in the management of field populations, and that spatial patterns usually associated to intraspecific competition can be generated by other processes. Finally, the simulations helped the understanding of *P. polyanthus* life history, and to reconstruct the fire-history of this species.

INTRODUÇÃO GERAL

A Serra do Cipó e as Sempre-Vivas

A Serra do Cipó, MG, está localizada na porção sul da Cadeia do Espinhaço, entre 19°12' e 19°20' de latitude e 43°30' e 43°40' de longitude. É caracterizada por montanhas de quartzito dobradas, com altitudes em torno de 1200m. O clima da região é do tipo mesotérmico (Cwb de Köpen) com estações secas e chuvosas bem definidas e precipitação em torno de 1500mm (Fig. i.1). A cobertura vegetal varia conforme a altitude, drenagem e tipo de solo (Giulietti *et al.* 1987).

Acima dos 1000-1100m dominam os campos rupestres, sobre solo arenoso, fino ou cascalhento, ácido e pobre em nutrientes e matéria orgânica. Nesses campos, ocorre um estrato herbáceo contínuo, com predominância de diversas espécies de *Panicum*, *Paspalum*, *Aristida*, *Lagenocarpus*, *Vellozia*, *Leiothrix*, *Syngonanthus*, *Xyris* e *Paepalanthus*, onde se destacam subarbustos e arbustos esparsos de várias famílias, como Compositae, Melastomataceae, Euphorbiaceae, Myrtaceae, Leguminosae e Ericaceae. Nessa vegetação observa-se uma grande convergência morfológica, sendo as folhas escleromórficas, com tamanho reduzido e disposição imbricada (Giulietti *et al.* 1987). É também notável a presença de plantas do gênero *Lobelia*, com suas folhas marcescentes¹ e algumas espécies de *Paepalanthus*, também com folhas marcescentes e arquitetura em roseta caulescente, ambos encontrados em outras regiões do planeta denominadas de tropical-alpinas (veja Hedberg 1986, Hedberg & Hedberg 1979, Mabberley 1986, Smith 1997).

Loteamentos, gado e freqüentes incêndios gradualmente alteram a paisagem local. Mesmo áreas do Parque Nacional da Serra do Cipó são periodicamente queimadas, invadidas por gado e contém até estradas clandestinas (fonte: IBAMA). Junte-se a isso a ação destruidora dos coletores de orquídeas e sempre-vivas.

No Brasil, muitas espécies de plantas são conhecidas como sempre-vivas e destas, cerca de 70% são Eriocauláceas dos gêneros *Syngonanthus* e *Paepalanthus*. Em áreas de campos rupestres de Minas Gerais e Bahia, onde a pobreza do solo dificulta a agricultura, estas plantas desempenham um importante papel socio-econômico (Fig. i.2a), sendo coletadas e comercializadas como adorno para diversos países (dentre eles, os Estados Unidos, Itália, Japão, Alemanha Ocidental, Canadá,

¹ Permanecem atadas ao caule após a morte.

Suiça, Holanda, Espanha, França, Bélgica e Luxemburgo). Após um aumento ocorrido entre 1974 (~ 840 toneladas) e 1978 (~ 1000 toneladas), a quantidade comercializada declinou continuamente até 1986 (~ 320 toneladas), parte devido à concorrência com países africanos e implementação de atividades agropecuárias. Por outro lado, este declínio reflete também o sobreforço de coleta, sem que haja a oportunidade de reposição, uma vez que os capítulos das Eriocauláceas precisam ser coletados antes da formação das sementes, em cuja ocasião perdem seu valor comercial (Giulietti *et al.* 1988, Toledo 1997). Em vista disso, torna-se necessário a implementação de coletas planejadas das espécies não ameaçadas e o incremento de pesquisas que possam viabilizar o cultivo sistemático das mais vulneráveis e/ou de maior interesse econômico (Giulietti *et al.* 1988).

Paepalanthus polyanthus

A família Eriocaulácea possui cerca de 1200 espécies, distribuídas em duas subfamílias, Eriocauloideae e Paepalanthoideae, contendo de 10 a 14 gêneros com distribuição pantropical. A subfamília Paepalanthoideae possui dois centros de diversidade, sendo o principal nas montanhas do Brasil Central, especialmente na Cadeia do Espinhaço (MG, BA) e o outro nas montanhas do Norte da América do Sul, especialmente na Venezuela. O gênero *Paepalanthus*, desta subfamília, inclui 485 espécies, das quais 5 ocorrem na África Central e Madagascar e as 480 restantes concentram-se na América do Sul. No Brasil ocorrem 407 espécies de *Paepalanthus*, 67% destas restritas a Minas Gerais.

Paepalanthus polyanthus (Bong.) Kunth é uma espécie de ampla distribuição geográfica, ocorrendo no Sudeste e Sul do Brasil (Giulietti & Hensold 1990). No Paraná, as inflorescências das variedades *P. polyanthus polyanthus* e *P. polyanthus villosus* são comercializadas como sempre-vivas, para ornamentação (Moldenke & Smith 1976). Esta espécie também ocorre sobre solos arenosos dos campos rupestres da Serra do Cipó (MG), em manchas que podem conter milhares de indivíduos.

Paepalanthus polyanthus é uma das Eriocauláceas de maior porte: suas folhas são dispostas em rosetas com até 80cm de diâmetro. Essas rosetas são inseridas em um caule bem desenvolvido com até mais de 90cm de altura e envolto por camadas de folhas mortas (Fig. i.2b). Suas inflorescências são bastante complexas: são constituídas por um eixo principal monopodial, com ramificações cujos ápices portam conjuntos umbeliformes de unidades capituliformes de cor branca (Fig. i.2c). Estas plantas

reproduzem uma única vez durante toda sua vida, sendo portanto semélparas ou monocárpicas. Na Serra do Cipó, não foi notada reprodução vegetativa.

Entre as perturbações de origem antrópica, os incêndios são de grande importância para a reprodução de *P. polyanthus*, pois induzem florações em massa, ocasionando grande mortalidade de indivíduos alguns meses após a floração, em virtude de seu ciclo de vida semélparo (Fig. i.2c).

Após as florações em massa, algumas populações são atacadas por lagartas que se alimentam das folhas verdes da roseta ou dos pedúnculos que suportam os capítulos (Fig. i.2d, e).

Se os incêndios promovem o recrutamento de novos indivíduos na população, devido à produção maciça de sementes, e se os indivíduos que florescem morrem, qual deverá ser o destino das populações de *P. polyanthus* que são freqüentemente queimadas? Como populações com diferentes estruturas se comportam após os incêndios? Qual o risco de extinção das populações, com a retirada sistemática das inflorescências antes da liberação das sementes? Como manejar populações em declínio? As respostas de questões como estas poderiam delinear, não só estratégias de exploração sustentada deste recurso natural em regiões onde as populações são exploradas, como também a própria conservação destas populações em áreas de preservação. Como respondê-las? Uma resposta satisfatória seria: através dos modelos matemáticos, uma vez que experimentos de campo podem ser impraticáveis ou o acompanhamento de populações pode requerer um intervalo de tempo excessivamente longo.

Modelos Matemáticos: Questões e Utilização

Os modelos matemáticos são como a democracia: eles têm muitos problemas, mas ninguém ainda inventou nada melhor. Eles são usados para ajudar a entender o funcionamento de sistemas biológicos que são inerentemente muito complexos, pois eles, e a intuição, são as únicas maneiras que dispomos para explorar as consequências da interação simultânea de inúmeras variáveis (Rees & Lawton 1993).

Quando se constrói um modelo, tornam-se explícitas as premissas. Elas, por sua vez, determinarão seu comportamento (Rees & Lawton 1993). Isso abre a possibilidade de se usarem os modelos para investigar questões específicas: para isso, basta que se mudem as premissas. Em outras palavras, uma vez estabelecidas as regras

de funcionamento do modelo, pode-se perguntar: “que aconteceria se...?”. Questões bastante diversas têm sido abordadas dessa forma. Por exemplo, Kingsolver (1986) queria saber a influência da reprodução vegetativa na estabilidade das populações de *Yucca glauca* (Agavaceae). Para responder a esta pergunta, dois modelos foram usados para simular sua dinâmica populacional: o primeiro, com a possibilidade de reprodução sexuada e vegetativa; o segundo, excluindo-se a possibilidade de reprodução vegetativa. O que aconteceria com a gramínea *Andropogon semiberbis* se o fogo fosse excluído das savanas venezuelanas? Esta questão foi abordada por Silva *et al.* (1991), comparando o comportamento de dois modelos, um construído para uma população de *A. semiberbis* queimada anualmente e, o outro, para uma população protegida. Hartshorn (1975) explorou com um modelo, a possibilidade levantada por D. H. Janzen, de que a introdução de um inseto que danificasse as sementes de *Pentaclethra macroloba* (Mimosaceae), uma árvore tropical, ocasionaria uma redução drástica no número de adultos em suas populações. Para isso, em um modelo populacional de *P. macroloba*, foram reduzidas as taxas de sobrevivência das sementes e observadas as alterações correspondentes nas taxas de crescimento populacional.

Entre fevereiro de 1991 e agosto de 1992, uma população de *P. polyanthus* foi estudada visando obter dados sobre sua biologia e, principalmente, a montagem de um modelo matricial que descrevesse e projetasse sua dinâmica populacional. Deste estudo preliminar, resultou o desenvolvimento do programa SEMENTES (Figueira *et al.* 1993). Ele é um modelo tenta reproduzir a dinâmica populacional de *P. polyanthus*, por meio de um sistema de equações que descreve diferentes partes da história de vida de cada indivíduo.

Projetar a dinâmica populacional de plantas como *P. polyanthus* seria muito importante do ponto de vista da conservação e/ou do manejo sustentado, desta e de outras espécies dos campos rupestres, ameaçadas pelo extrativismo e pelo impacto crescente resultante da ocupação humana.

O principal objetivo deste estudo foi a obtenção de dados da biologia de *P. polyanthus* e das equações e parâmetros que descrevem sua história de vida, para a simulação de sua dinâmica populacional. Além disso, pretendia-se verificar o efeito do fogo sobre sua dinâmica e testar algumas hipóteses, parte das quais, levantadas com a ajuda do programa SEMENTES.

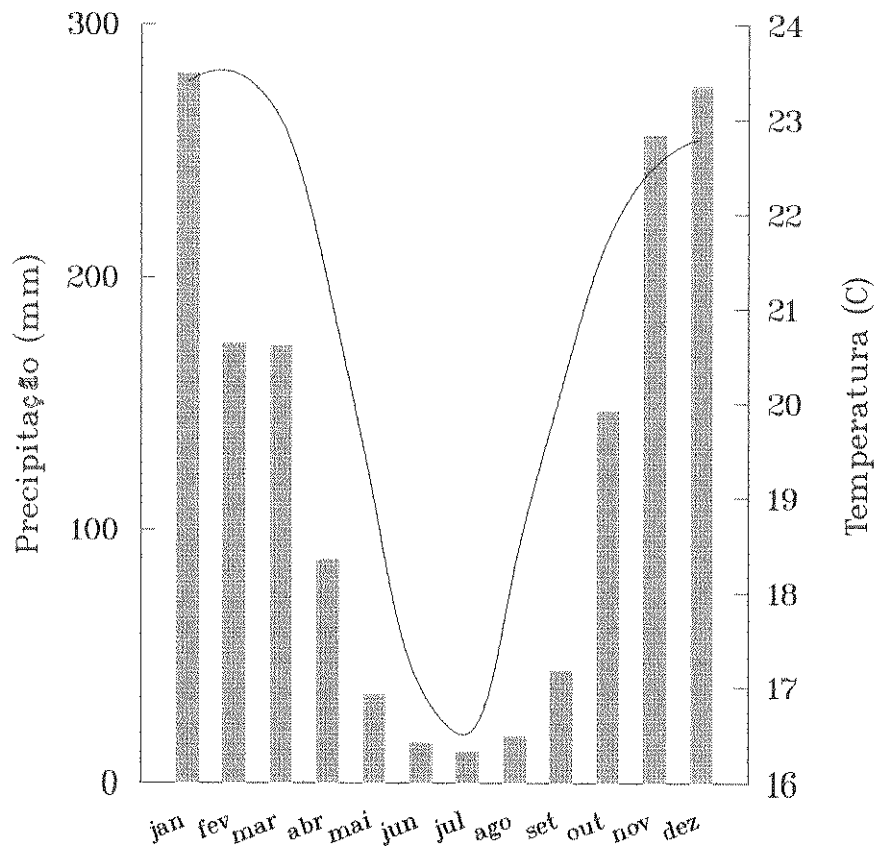


Figura i.1. Médias mensais da precipitação (barras) e temperatura (linha) da região de Conceição do Mato Dentro, no período compreendido entre 1971 e 1990. Fonte: 5º Distrito de Meteorologia - INMET/Belo Horizonte.

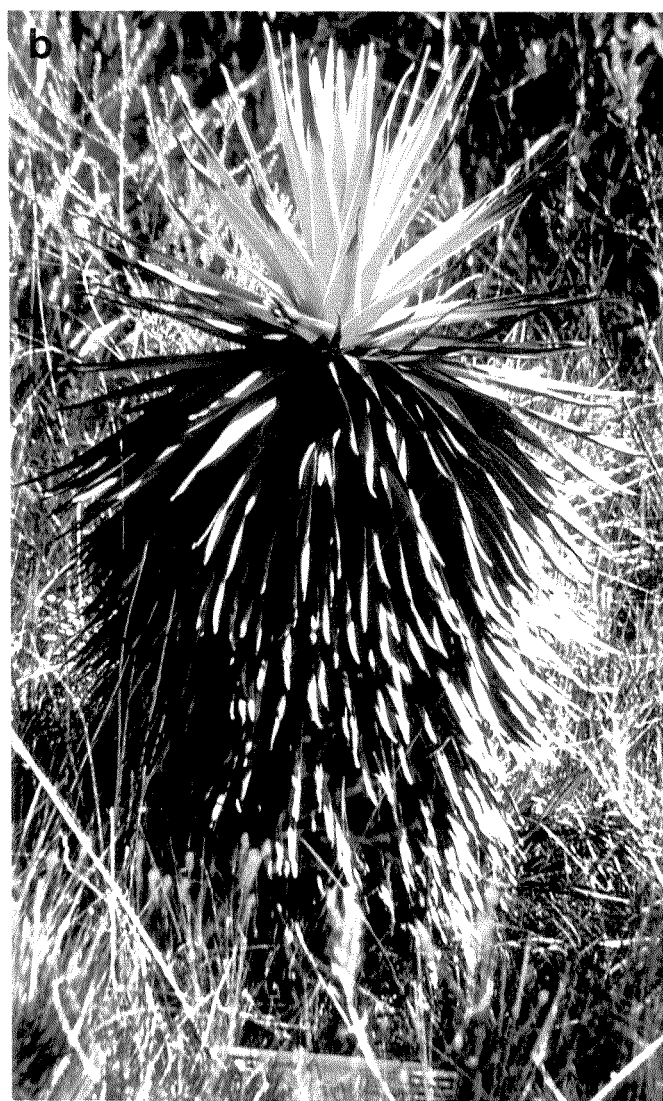
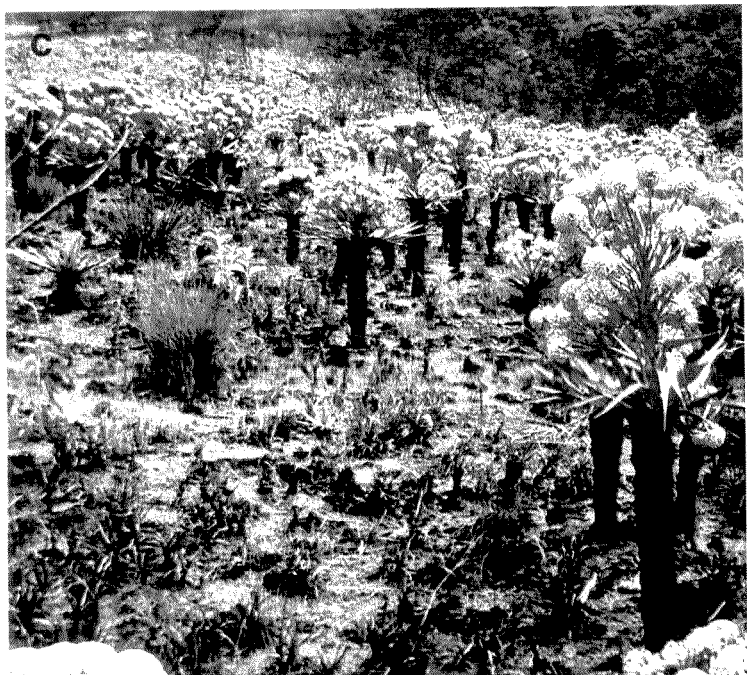


Figura i.2 a) O solitário Juquinha da Serra do Cipó oferece sempre-vivas (nesse caso, inflorescências de *Paepalanthus bromelioides*) aos viajantes; (detalhe de uma fotografia tirada em 1979); b) *P. polyanthus* mostrando a roseta e o caule coberto por camadas de folhas mortas; c) Floração em massa induzida por fogo (população P2); d) Detalhe de uma roseta comida por uma lagarta da mariposa *Paracles* sp. (Arctiidae), que acabava de ser predada por um himenóptero Pompilídeo. Observe os excrementos da lagarta acumulados entre as bases das folhas; e) Detalhe das umbelas que tiveram vários pedúnculos, que suportam os capítulos, comidos por lagartas (população P2).

Capítulo 1

PARÂMETROS DEMOGRÁFICOS, ESTRUTURA DAS POPULAÇÕES E PADRÃO ESPACIAL DE *P. POLYANTHUS*

Resumo

Populações de *Paepalanthus polyanthus* ocorrem em manchas, em meio aos campos de gramíneas da Serra do Cipó. Nesse ambiente, a forma de crescimento em roseta caulescente parece vantajosa: os indivíduos de grande porte ou aqueles em crescimento afastam a vegetação circundante, com a abertura das folhas da roseta. Populações não atingidas por fogo são compostas por muitas classes de tamanho, onde se verificam indivíduos de até 90cm de altura. *Paepalanthus polyanthus* parece ter crescimento indeterminado, cessando apenas com a morte dos indivíduos, que pode ser devida a algum tipo de “stress” ou decorrente de floração, uma vez que essa planta é semélpara. Essa planta parece ter ciclo de vida longo, sendo mais de 30 anos a idade estimada para os indivíduos com altura em torno de 90cm. As chances de floração são bastante baixas: foi estimado que 98% dos indivíduos de uma das populações iria morrer sem florescer.

Dentro das manchas, *P. polyanthus* tem distribuição agregada, resultante, em parte, da falta de mecanismos para dispersão à distância. A unidade de dispersão é o próprio capítulo, que cai no solo contendo as sementes. Ao longo do tempo, o padrão espacial tende a passar de agregado a aleatório, aparentemente devido à mortalidade mais acentuada de indivíduos situados muito próximos uns dos outros, sugerindo competição intraespecífica.

Palavras-Chave: curva de crescimento, curva de sobrevivência, estrutura da população, forma-de-vida, padrão espacial, floração natural.

Introdução

Quando os indivíduos de uma população são analisados isoladamente, nota-se que, num determinado intervalo de tempo, enquanto alguns crescem, outros permanecem do mesmo tamanho; alguns se reproduzem e outros morrem em idades pré-reprodutivas. Agrupando-se um grande número de indivíduos, em classes de idade, tamanho ou estádios de desenvolvimento, aparecem padrões e propriedades estatísticas, que irão caracterizar a estrutura e determinar a dinâmica da população.

A estrutura de idades (tamanho ou estádios de desenvolvimento) pode fornecer indícios sobre o recrutamento e a sobrevivência dos indivíduos, bem como da existência de fatores, alterando o recrutamento e a sobrevivência, que podem estar atuando, ou ter atuado no passado. Assim, o predomínio de jovens, em relação a adultos e senescentes, pode indicar uma população em pleno crescimento, tal como uma população invasora durante uma sucessão (Huff 1995). Por outro lado, a ausência ou a pouca representatividade de algumas classes de idades pode indicar perturbações, tais como incêndios (Despain 1983, Price & Bowman 1994), secas (Barbour 1969) ou herbivoria (Crisp & Lange 1976), reduzindo o recrutamento e/ou a sobrevivência dos indivíduos, num passado remoto ou no presente.

Os parâmetros demográficos, ou estatísticas vitais, e a capacidade para a aquisição de recursos mudam ao longo da vida dos indivíduos. As chances de sobrevivência, idade à primeira reprodução, o número de eventos reprodutivos durante a vida, a fecundidade e a longevidade médias, são características de grande importância para a história de vida, pois refletem as pressões seletivas impostas pelo ambiente (veja, por exemplo, Groenendael 1985, Young 1984).

Os parâmetros demográficos, podem ser relacionados à idade (tamanho ou estágio de vida dos indivíduos). Gross (1981), por exemplo, relacionou as probabilidades de sobrevivência, de permanência em estágio vegetativo ou de reprodução, com a idade e o tamanho das rosetas de quatro espécies de plantas bienais.

A frequência relativa de indivíduos de diferentes idades determina a estrutura da população. Conhecendo-se os parâmetros demográficos associados à idade dos indivíduos é possível, por exemplo, estimar a taxa de crescimento da população. É possível também projetar sua dinâmica, uma vez que cada estrutura populacional influenciará a estrutura subsequente. Neste princípio se baseiam alguns dos modelos de

dinâmica de populações, como os matriciais e os baseados em indivíduos (veja capítulos 3 e 4).

A localização relativa dos vários indivíduos de uma população irá determinar seu padrão espacial. A análise de padrões espaciais fornece indícios sobre a eficiência dos mecanismos de dispersão de sementes (Prentice & Werger 1985), da esporadicidade do recrutamento de novos indivíduos (Auspurger 1984), da heterogeneidade do solo (Hutchings 1986), do favorecimento da sobrevivência nas proximidades de outros indivíduos (Smith 1981), ou da existência de interações negativas entre os mesmos (ou com outros pertencentes a diferentes espécies), aparentemente mediadas pela disponibilidade de recursos no ambiente e/ou pela ocorrência de distúrbios (Jeltsch *et al.* 1996, King & Woodel 1973).

Há três tipos básicos de padrões espaciais: agregado, regular e aleatório. No agregado, a probabilidade de encontrar um indivíduo aumenta na presença de outro indivíduo. Em populações de plantas esse padrão pode ocorrer devido à dispersão das sementes próximas à planta mãe, à maior probabilidade de sobrevivência em determinadas manchas de solo ou por influência de um indivíduo adulto (Smith 1981). O padrão regular indicaria que a presença de um indivíduo afetaria negativamente a presença de outros. Esse padrão seria resultante da competição por água e/ou nutrientes do solo (Fowler 1986). No padrão aleatório, a localização de um indivíduo seria independente da distribuição de qualquer outro indivíduo da população, ou seja, indicaria a não ocorrência de interações entre eles.

Padrões espaciais podem mudar no espaço e no tempo, à medida que novos indivíduos são dispersos e/ou recrutados, outros interagem entre si ou são afetados pelo ambiente físico. Como resultado, a área ocupada pela população se expande ou se retrai.

Dentro da população, a competição por recursos do solo deveria converter, ao longo do tempo, padrões agregados em aleatórios (observe que, neste caso, os padrões aleatórios não estariam indicando independência entre os indivíduos, mas justamente o contrário - Lepš & Kindlmann 1987) e finalmente regulares, como consequência da mortalidade de plantas situadas muito próximas umas das outras. Ao mesmo tempo, os indivíduos mais distanciados deveriam ter maior desenvolvimento comparativamente a aqueles situados mais próximos, o que resultaria em correlações positivas entre seus tamanhos e suas distâncias. A possibilidade de evidenciar competição através das

correlações tamanho x distância parece ter sido originalmente sugerida por Pielou (1962) e mostrada empiricamente em uma série de trabalhos (veja Fowler 1986).

Para se compreender o ciclo de vida de *P. polyanthus* e os fatores que determinam sua dinâmica populacional no tempo e no espaço, deve-se conhecer seus principais parâmetros demográficos, interpretar o significado da estrutura de suas populações e padrões espaciais.

Materiais e Métodos

Descrição das Áreas de Estudo

Este estudo foi realizado em 3 (de um total de 5) populações de *P. polyanthus*, uma situada fora e duas no interior da área do Parque Nacional da Serra do Cipó. Essas populações foram escolhidas porque apresentavam-se em diferentes estágios de desenvolvimento, devido à história do fogo na região. Elas serão identificadas por índices, que indicarão uma suposta sequência no grau de impactação pelo fogo. Esses índices podem variar de 0 a 4, sendo P0 a população menos impactada e P4 a mais impactada. As épocas de ocorrência dos incêndios foram baseadas em registros pessoais e em observações feitas por funcionários do IBAMA. As coordenadas geográficas de cada população (Tabela 1.1, Fig. 1.1), foram obtidas com um GPS 100 marca GARMIN, modelo SVRY II.

Tabela 1.1. Localização, característica e época de ocorrência dos incêndios nas populações de *Paepalanthus polyanthus* estudadas

População	Localização Aproximada	Característica	Época do 1º Incêndio	Época do 2º Incêndio	Época do 3º Incêndio
P0	19°16'35''S 43°31'41''W	Indivíduos com até 85cm de altura	----	----	----
P1	19°14'50''S 43°31'02''W	Indivíduos com até 75cm de altura	Final de 1994	----	----
P2	19°16'06''S 43°33'04''W	Indivíduos com até 55cm de altura	Final de 1995	----	----

Marcação e Medidas das Plantas

Foram medidos os tamanhos (diâmetros das rosetas e alturas dos caules, estas últimas medidas do nível do solo até as faixas de inserção das folhas vivas da roseta) de 667 indivíduos na população P0 e 518 indivíduos na população P1. A população P1 foi amostrada em janeiro de 1995; os indivíduos de P0 foram marcados com plaquetas de alumínio numeradas, entre maio e setembro de 1995. Na população P2, 639 indivíduos foram medidos e mapeados entre maio e julho de 1996.

Biometria de *P. polyanthus*

Informações sobre a biometria de *P. polyanthus* foram obtidas das populações P0 e P1. A relação entre o diâmetro das rosetas e a altura dos caules resultou das medidas de 157 indivíduos da população P0. A relação entre a altura máxima das inflorescências e a altura dos caules foi obtida de 62 indivíduos na população P1, após um incêndio ocorrido no final de 1994. As relações entre essas variáveis foram verificadas por meio de regressão linear (Zar 1984), sendo, quando necessário, usadas transformações logarítmicas para normalizar e linearizar os dados.

Estrutura das Populações e Transições entre Classes de Tamanho

Supondo que as populações P0 e P1 poderiam se apresentar numa distribuição estacionária de tamanhos² (esta última antes da ocorrência do fogo), foram ajustadas curvas exponenciais negativas relacionando o número de indivíduos em função de suas classes de altura, através dos métodos de minimização Quasi-Newton e Simplex (Wilkinson 1989). Estas curvas suavizam as irregularidades nas estruturas das populações, permitindo estimar grosseiramente as probabilidades de transição entre classes de tamanho da planta.

Equação de Crescimento e Estimativas das Idades dos Indivíduos

Para obter-se a curva de crescimento de *P. polyanthus*, foi seguido o método que permite a projeção da trajetória de crescimento de um indivíduo qualquer da

² Esta é uma situação que ocorre quando a população permanece estável ($\lambda = 1.0$), por um longo período de tempo. Nestas condições, uma tabela de vida estática corresponderia a uma tabela de vida dinâmica e as frequências dos indivíduos entre classes de altura adjacentes refletiriam as probabilidades de sobrevivência de uma classe para a outra.

população, com base nos incrementos em tamanho de vários indivíduos, num dado intervalo de tempo (veja Augspurger 1985, Collins 1981, Kaufmann 1981). O pressuposto básico desse método é que todos os indivíduos amostrados estão seguindo a mesma curva de crescimento e, nessas condições, a curva obtida descreveria o desempenho médio esperado para esses indivíduos ao longo do tempo (Kaufmann 1981).

Para isso foram registrados os incrementos em altura, de uma amostra de 102 indivíduos de diferentes alturas, pertencentes à população P0, entre maio e julho de 1995 e abril de 1997 (aproximadamente 2 anos depois). Por meio de regressão linear (Zar 1984), foram obtidas duas equações relacionando as alturas finais e iniciais: uma usando transformações raiz quadrada nas medidas de altura e a outra usando transformações logarítmicas. Com base nessas equações foram projetadas as curvas de crescimento com velocidades máxima, média e mínima.

Curva de Sobrevivência

A população P0 foi acompanhada com o objetivo de obter-se as probabilidades de sobrevivência em função do tamanho dos indivíduos. No entanto, poucos indivíduos morreram no intervalo de tempo de 2 anos. Em função disso, a curva de sobrevivência foi obtida indiretamente através da estrutura da população e da curva de crescimento médio dos indivíduos, através do seguinte método:

- a) foi obtido o número de indivíduos esperados em função da altura dos caules, em classes de 10cm (veja estrutura das populações e transições entre classes de tamanho). Isto permitiu calcular a probabilidade de transição entre classes de altura.
- b) através da curva de crescimento média foi calculado o período de tempo necessário para transição entre classes de altura;
- c) a probabilidade de transição entre classes de altura deve ser o produto das probabilidades de sobrevivência em cada classe de altura, durante o período de tempo necessário para a transição entre classes.

Padrão Espacial da População P2

Para se determinar o padrão espacial de *P. polyanthus*, parte da população P2 foi mapeada entre maio e julho de 1996. Essa população havia sido atingida por um

incêndio ao final de 1995 e, portanto, representava uma situação apropriada para medir a influência do fogo na determinação do padrão espacial da planta.

Para esse mapeamento foi feita uma parcela de $10 \times 21 \text{ m}^2$, com barbantes trançados a intervalos de 2m. Foram medidos os tamanhos e obtidas as coordenadas dos indivíduos. Também foi anotado se eles haviam florescido, se a floração foi induzida por fogo ou se ocorreu naturalmente, ou se haviam morrido sem florescer.

O padrão espacial da população P2 foi estudado com a ajuda do programa ANORAK (Figueira 1997), desenvolvido para este fim. Esse programa permite a análise do padrão espacial sob diferentes aspectos: em sub-áreas determinadas dentro da área mapeada e/ou considerando indivíduos pertencentes a classes de tamanho específicas e/ou com características desejadas (como por exemplo, somente plantas que não floresceram). Ele gera um mapa com a localização e o tamanho dos indivíduos³ e as distribuições de frequências das distâncias de cada indivíduo a seus vizinho mais próximo (observado e aleatório - veja adiante). Ele também calcula dois índices de dispersão dos indivíduos no espaço, o de Clark & Evans (1954) e o de Hopkins (1954).

O índice de dispersão de Clark & Evans, "R", é a razão entre a média das distâncias de cada indivíduo a seu vizinho mais próximo (medida de centro a centro das rosetas) na distribuição observada (r_A), e a média das distâncias de cada indivíduo a seu vizinho mais próximo, em uma distribuição aleatória de pontos de mesma densidade (r_E):

$r_A = \Sigma r / N$, onde r é a distância de cada planta a seu vizinho mais próximo e

N é o número de indivíduos;

$r_E = 1 / 2 \sqrt{\rho}$, onde ρ é a densidade de plantas;

$R = r_A / r_E$.

Numa distribuição aleatória, $R = 1.0$; quando a agregação é máxima, $R = 0$ e quando o espaçamento entre os indivíduos é máximo, $R = 2.15$. O valor c ($= Z$) é uma medida da diferença entre estas médias, em unidades de erro padrão (σ_{rE}):

$\sigma_{rE} = 0.26136 / \sqrt{N \rho}$

$c = (r_A - r_E) / \sigma_{rE}$

³ Para representar o padrão de distribuição espacial da população P2, utilizou-se a altura das plantas, ao invés de seus diâmetros, uma vez que a altura expressa melhor o tamanho e, provavelmente, a idade dos indivíduos.

Seu cálculo permite obter a probabilidade da distribuição observada se desviar da aleatória.

O índice de dispersão de Hopkins, “h”, se baseia na razão entre as distâncias de “n” pontos lançados aleatoriamente no espaço a seus “n” vizinhos mais próximos (d_1) e dos “n” indivíduos a seus vizinhos mais próximos (d_2). O índice “h” é a razão entre os somatórios dos quadrados dessas distâncias:

$$h = \Sigma (d_1)^2 / \Sigma (d_2)^2$$

h segue uma distribuição F, com n x n graus de liberdade.

$I_h = h / (1 + h)$ é um coeficiente de dispersão para h.

Numa distribuição aleatória, I_h tende para 0.5; quando a agregação é máxima, I_h tende para 1.0 e quando o espaçamento entre os indivíduos é máximo, I_h tende para zero⁴.

Para verificar a possibilidade de interferência entre plantas, o programa também calcula o coeficiente de correlação de Pearson (Zar 1984) entre a *soma dos tamanhos* de cada indivíduo focal e de seu vizinho mais próximo e suas distâncias ($r_{\text{soma dos tamanhos} \times \text{distância}}$) (veja Yeaton & Cody 1976). Esse mesmo coeficiente é calculado para seus *tamanhos individualmente* ($r_{\text{tamanho} \times \text{tamanho}}$), o que permite verificar se os vizinhos tendem a ter tamanhos semelhantes ao das plantas focais.

Esses recursos foram utilizados para o estudo da população P2, sob diferentes aspectos. Primeiro, considerando todos os indivíduos da população. Segundo, considerando os indivíduos em duas sub-áreas dentro da área mapeada. O objetivo aqui era verificar se a estrutura da população variava espacialmente. Terceiro, considerando os indivíduos divididos em três classes de tamanho: “pequenos” (altura $\leq$ 5cm), “médios” (altura entre 10 e 20cm) e “grandes” (altura entre 25 e 35cm). O objetivo aqui era verificar se o padrão espacial se altera ao longo do tempo (para essa análise, é preciso assumir que os fatores bióticos e abióticos, que influenciam na determinação do padrão espacial, não se alteraram ao longo do tempo).

Para evitar o “efeito de borda” (veja Clark & Evans 1954), em todas as análises, os índices R, c, h e os coeficientes de correlação de Pearson foram calculados somente para os indivíduos cuja distância ao vizinho mais próximo era menor que as distâncias perpendiculares às bordas da área mapeada. No caso do índice de Hopkins, quando a distância do ponto aleatório ao indivíduo mais próximo era maior que as

⁴ Para entender estes limites, deve-se dividir o numerador e o denominador da equação por h, resultando em $1/(1+1/h)$.

distâncias até as margens, as coordenadas do ponto eram novamente sorteadas, até que essas distâncias fossem maiores do que a do vizinho mais próximo. Nas análises dos padrões espaciais serão apresentados os dois índices de agregação (Hopkins e Clark & Evans), pois embora sejam inversamente correlacionados, eles podem indicar padrões diferentes, para um mesmo conjunto de dados.

Taxas e Probabilidades de Floração Natural

Definição dos termos: *taxa de floração*: razão entre o número de indivíduos em floração na população/número total de indivíduos; *probabilidade de floração*: razão entre o número de indivíduos em floração em cada classe de tamanho de planta/total de indivíduos da classe.

Na população P0 o tamanho e *status* reprodutivo de 667 indivíduos foram anotados e usados para estimar a *taxa de floração natural* e as *probabilidades de floração natural*. Devido a baixa frequência de plantas florescendo naturalmente, também considerou-se, nesta amostragem, indivíduos que indicavam floração relativamente recente, talvez menos de 1 ano (inflorescências secas ainda presentes nas plantas). A relação entre as probabilidades de floração e o tamanho dos indivíduos foi aproximada por uma curva semi-logarítmica, ajustada através do método de minimização Simplex (Wilkinson 1989).

Todas as análises estatísticas (exceto às referentes ao padrão espacial) e gráficos foram feitas com o pacote SYSTAT-SYGRAPH (Wilkinson 1988, 1989).

Resultados

A Arquitetura de *P. polyanthus*

Paepalanthus polyanthus é uma planta em roseta caulescente que cresce pela adição contínua de folhas originárias do meristema apical, situado no centro da roseta.

Partindo do centro, em direção às bordas da roseta, as folhas são progressivamente maiores e mais velhas, culminando com as mortas que se acumulam ao redor do sistema caulinar, formando uma camada protetora que se avoluma com o crescimento da planta (Fig. 1.1b). O crescimento das rosetas em diâmetro é estabilizado em torno de 60cm, enquanto o caule continua seu desenvolvimento (Fig. 1.2A), chegando a atingir mais de 90cm de altura. Isto faz com que a altura do caule estime melhor a idade das plantas do que o diâmetro das rosetas e, por este motivo, a altura do caule foi usada

para descrever as estruturas das populações. Devido à estabilização do diâmetro da roseta com a idade da planta, os indivíduos de grande porte adquirem a forma de um cilindro sobreposto a um cone (Fig. 1.2b).

Estruturas das Populações Aparentemente Não Perturbadas

As estruturas das populações P0 e P1 são bastante semelhantes, podendo ser caracterizadas pela predominância de indivíduos pertencentes às primeiras classes de altura e um número gradativamente menor de indivíduos nas demais classes (Fig. 1.3 - histogramas). A estrutura da população P0 sugere ainda que ela é a mais velha do que P1, devido a grande altura de alguns indivíduos. Observa-se ainda nesta população a menor frequência de indivíduos na primeira classe de altura, que pode ter sido subestimada devido à grande densidade local de gramíneas.

As curvas exponenciais negativas relacionando o número de indivíduos (N) nas diferentes classes de altura de caule (x), foram semelhantes para as população P1 ($N(x) = 1223 e^{-0.052x}$, $r^2 = 0.980$, $n = 14$) e P0 ($N(x) = 1681 e^{-0.058x}$, $r^2 = 0.981$, $n = 16$). Essas curvas sugerem que as probabilidades de sobrevivência são aproximadamente constantes ao longo da vida de cada indivíduo e que aproximadamente 75 (população P0) a 80% (população P1) dos indivíduos sobrevivem para cada 5cm de aumento em altura de caule⁵ (Fig. 1.3 - curvas exponenciais negativas).

Curva de Crescimento e Idade dos Indivíduos

Na população P0, cujas alturas iniciais variaram entre 3 e 79cm, as alturas finais foram correlacionadas com as iniciais, através das seguintes equações:

$$y = 1.493 x^{0.944}, r^2 = 0.960, n = 101;$$

$$y = [0.338 + 1.043 \sqrt{(x + 0.5)}]^2 - 0.5, r^2 = 0.966, n = 102 \text{ (Fig. 1.4A)}.$$

A primeira gera curvas de crescimento sigmóide; a segunda, curvas de crescimento exponencial (Fig. 1.4B). As projeções feitas com um intervalo de confiança de 95% em torno dos parâmetros da primeira equação, indicam que uma plântula com cerca de

⁵ Atribuindo-se valores para a altura dos indivíduos (x), em intervalos de 5cm, pode-se calcular quantos indivíduos seriam esperados, em cada classe de altura x. Por exemplo, para a população P0: $N(x) = 1681 e^{-0.058x}$. Para 10cm de altura, seriam esperados 941 indivíduos; para 15cm, 704 indivíduos. Isto significa que aproximadamente $704/941 = 75\%$ dos indivíduos com 10cm de altura irá sobreviver e atingir 15cm de altura. Assim, a probabilidade de um indivíduo qualquer desenvolver-se até uma altura x é aproximadamente 0.75^x .

3cm de altura levaria cerca de 28 anos para atingir 92cm (com velocidade máxima de crescimento, este tempo seria de cerca de 15 anos; no entanto, com crescimento lento, a altura máxima atingida seria de 23cm). Com a segunda equação, este período seria também cerca de 28 anos (mínimo de 17 e máximo de 84 anos) (Fig. 1.4B).

Curva de Sobrevivência

Na população P0, a probabilidade de transição entre classes de altura, calculadas por meio da curva exponencial negativa, é igual para todas as classes (0.560). No entanto, o intervalo de tempo necessário para a transição diminui com o aumento em altura. Isto indica que parte dos indivíduos irá sobreviver com probabilidade proporcional ao período de tempo necessário para a transição entre sua classe e a classe de altura seguinte:

$$Trans(x) = \prod_1^t Sobr(x)$$

Por exemplo, dos 1231 indivíduos com altura entre 10 e 20cm, 689 (56%) sobreviveriam e mudariam para a terceira classe (altura entre 20 e 30cm). A transição entre estas classes levaria cerca de 5 anos e meio. Portanto, a probabilidade de transição entre classes deve ser igual ao produto das probabilidades de sobrevivência durante os 5.5 anos consecutivos: $0.560 = Sobr(x)^{5.5}$ ou seja, $Sobr(x) = 0.560^{1/5.5} = 0.900$ (Tabela 1.2). A probabilidade de sobrevivência diminui linearmente com o aumento da altura dos indivíduos: $Sobr(x) = 0.968 - 0.003x$, $r^2 = 0.911$, $P < 0.0001$ (Fig. 1.5A). Com base nas probabilidades de transição entre classes e na idade dos indivíduos, foi projetada a curva de sobrevivência (Fig. 1.5B).

Tabela 1.2. Calculo das probabilidades de sobrevivência em cada classe de altura de caule, obtida para a população P0, baseados na equação de crescimento $y = 1.225 \times 0.972^x$ (que corresponde à equação $y = 1.493 \times 0.944^x$, para intervalos de 1 ano):

Classes de altura do caule (cm): x	Número de indivíduos em cada classe: $N(x)=N(0) e^{-0.058 x}$	Probabilidade de transição entre classes: $Trans(x)=N(x+1)/N(x)$	Tempo para transição entre classes (anos): t	Probabilidade de sobrevivência em cada classe: $Sobr(x) = Trans(x)^{1/t}$
0-10	2199	0.560	23	0.975
10-20	1231	0.560	5.5	0.900
20-30	689	0.560	3.5	0.847
30-40	385	0.560	2.5	0.793
40-50	215	0.560	2	0.748
50-60	121	0.560	2	0.748
60-70	68	0.560	2	0.748
70-80	38	0.560	1.5	0.679
80-90	21	0.560	1.5	0.679
90-100	12	0.560	1.5	0.679

A Floração de *P. polyanthus*

Durante a floração, o meristema apical se desenvolve em um eixo contínuo que constituirá a inflorescência. À medida que a inflorescência se desenvolve, as folhas da roseta começam a secar. O comprimento do eixo aumenta com a altura do caule e pode elevar a inflorescência até mais de 70cm acima da roseta (Fig. 1.2B). Destes eixos saem dezenas de umbelas, cada uma contendo centenas de capítulos (Fig. i.2c, e). Com o passar do tempo, o eixo também secará, um processo que se inicia a partir da base da roseta e termina nas inflorescências. Como este eixo é também fotossintetizante, a nutrição das inflorescências finalizará no momento em que as sementes já estão prontas para serem dispersas. As sementes são de pequeno tamanho, com o formato de melancia (diâmetro menor ~ 0.3mm e diâmetro maior ~ 0.4mm), e sem mecanismos especiais para dispersão (asas ou plumas). Elas caem no solo presas no interior dos capítulos.

Taxa e Probabilidades de Floração Natural

A floração de *P. polyanthus* parece concentrar-se na estação chuvosa (obs. pessoal). No entanto, alguns indivíduos, nas diferentes populações, florescem esporadicamente

em outras épocas do ano. A probabilidade de floração natural aumentou com o tamanho das plantas (Fig. 1.6). A altura mínima de caule observada em uma planta florescendo naturalmente foi de 5cm. Em função disso, plantas com alturas maiores que 5cm serão aqui consideradas adultas. Quando as plantas atingem alturas de cerca de 70cm, a probabilidade de floração chega a ~14%. Uma curva semilogarítmica foi a que melhor descreveu a relação entre a probabilidade de floração e a altura do caule: $\text{Prob}(x) = e^{0.038x - 4.755}$, $r^2 = 0.973$, $n = 6$ (Fig. 1.6).

Na população P0, foram observados indivíduos de grande porte que morreram sem florescer. Também foi notado um indivíduo aparentemente debilitado, cuja floração foi bastante reduzida, comparativamente a outros indivíduos de tamanho equivalente na mesma área.

O aumento da probabilidade de floração com o aumento do tamanho indica que a taxa de floração natural (número de plantas florescendo/número total de plantas) de uma determinada população dependerá de sua estrutura de tamanhos. Populações com predominância de jovens terão uma menor taxa de floração do que populações em que predominam adultos. A taxa de floração natural, obtida para a população P0 em 1995, e que tem uma grande representatividade de indivíduos de grande porte, foi baixa (em torno de 2%).

Fatores de Mortalidade Naturais em *P. polyanthus*

Na ausência de distúrbios, dois fatores eliminam continuamente indivíduos das populações de *P. polyanthus*: a mortalidade natural e a decorrente de floração natural. A taxa de mortalidade parece constante, enquanto a probabilidade de floração natural aumenta com a altura dos indivíduos (Figs. 1.5A e 1.6). Por sua vez, a taxa de crescimento é também aproximadamente constante (Fig. 1.4A). Disso resulta que indivíduos de grande tamanho tem maior chance de morrer em decorrência de floração natural que os de pequeno tamanho. No entanto, poucos devem ser os indivíduos que atingem grandes tamanhos. As curvas de crescimento, probabilidade de sobrevivência e probabilidade de floração natural podem ser combinadas para se estimar as chances de um indivíduo qualquer da população, reproduzir durante seu período de vida. Para isso, o crescimento dos indivíduos de uma coorte deveria ser projetado ao longo do tempo, estimando-se as perdas devidas à mortalidade natural ou decorrentes de

floração natural (capítulo 4). Estimativas feitas com coortes compostas de indivíduos com 3cm de altura sugerem que 80-83% dos mesmos iria morrer sem ter florescido.

Padrão Espacial da População P2

A população P2, como um todo, apresentou distribuição agregada ($I_h = 0.63$, $R = 0.79$), com densidade em torno de 2.69 indivíduos/m² (Fig. 1.7A, Tabela 1.3). Foram encontradas correlações positivas entre a soma dos tamanhos dos indivíduos focais e de seus vizinhos mais próximos e suas distâncias ($r = 0.51$), bem como entre seus tamanhos ($r = 0.52$).

Quando a população é dividida em classes de tamanho, observa-se que os indivíduos de pequeno porte (altura ≤ 5 cm) têm distribuição mais agregada ($I_h = 0.85$, $R = 0.46$) do que os de médio porte (altura entre 10 e 20cm) ($I_h = 0.66$, $R = 0.74$). Contudo, os de grande porte (altura entre 25 e 35cm) têm distribuição aleatória ($I_h = 0.49$) ou tendendo a aleatória ($R = 0.78$) (Tabela 1.3). Por outro lado, a distribuição de frequências de distâncias mínimas entre indivíduos sugere que a mortalidade não ocorre ao acaso, mas aparentemente concentra-se em indivíduos que se situam mais próximos dos outros (Fig. 1.8A).

Quando as regiões do mapa situadas entre 0 e 4m e entre 4 e 21m são analisadas, separadamente, observam-se características bem distintas. Entre 0 e 4m, os indivíduos são de menor porte ($\sim 91\%$ com alturas ≤ 10 cm) e encontram-se mais agregados ($I_h = 0.79$, $R = 0.55$), do que no restante da área ($\sim 67\%$ dos indivíduos com alturas ≥ 10 cm, $I_h = 0.57$, $R = 0.86$) (Fig. 1.7A, E, F, Tabela 1.3).

Tabela 1.3. Padrões espaciais encontrados para a população P2, quando analisada sob diferentes aspectos:

Aspecto analisado	R	z	P <	padrão	h	I_h	P <	padrão	$r_{alt\,dist}$	$r_{alt\,alt}$	n
área total/todos indivíduos	0.79	9.11	0.0001	agreg.	1.71	0.63	0.001	agreg.	0.51	0.52	566
altura entre 0-5cm	0.46	14.84	0.0001	agreg.	5.82	0.85	0.001	agreg.			209
altura entre 10-20cm	0.74	6.18	0.0001	agreg.	1.95	0.66	0.001	agreg.			155
altura entre 25-35cm	0.78	2.77	0.01	agreg.	0.98	0.49	n.s	aleat.			47
área entre 0-4m	0.55	11.74	0.0001	agreg.	3.89	0.79	0.001	agreg.	0.69	0.59	187
área entre 4-21m	0.86	5.01	0.0001	agreg.	1.36	0.57	0.002	agreg.	0.67	0.65	370

Discussão

Biometria e Crescimento de *P. polyanthus*

Durante a estação chuvosa, as gramíneas crescem rapidamente, o que provavelmente levaria ao sombreamento dos indivíduos de *P. polyanthus* de menor porte, em meio às densas touceiras. No entanto, a forma de crescimento em roseta caulescente propicia a emergência dessas plantas, em meio aos campos de gramíneas, seja devido à altura do caule e/ou em decorrência da expansão das folhas, a partir do centro da roseta, que resulta no afastamento da vegetação circundante.

Tal qual em *Espeletia barclayana* (Compositae), uma planta de roseta caulescente dos Andes (Cavalier *et al.* 1992), a relação entre o diâmetro das rosetas e a altura dos caules de *P. polyanthus* não é linear, sugerindo algum tipo de restrição limitando sua arquitetura. Uma possibilidade é o enorme investimento energético que deveria ser destinado a cada folha, além da própria capacidade de sustentação, que poderia ficar seriamente comprometida, caso essa relação se mantivesse linear. Uma extrapolação grosseira indica que, neste caso, as plantas com 80cm de altura deveriam ter rosetas de 160cm, ou seja, cerca de 2 vezes o diâmetro das maiores rosetas observadas.

Ao contrário das Velloziaceae, que deixam bainhas foliares após a queda de suas folhas, as folhas de *P. polyanthus* permanecem atadas ao caule. Durante os incêndios, estas folhas fornecerão material adicional para a queima mas, apesar disso, a sobrevivência de *P. polyanthus* parece ser pouco afetada. Isto ocorre porque a compactação das folhas impede que estas se queimem totalmente. Durante a queima, uma camada de bainhas foliares residual permanece atada ao redor do sistema caulinar, formando um bolsão de ar isolante, impedindo a morte da planta. Apesar disso, alguns poucos indivíduos aparentemente são estressados com a queima, iniciando a floração sem, no entanto, completá-la.

Sano (1996) sugere que *P. polyanthus* tem ciclo de vida bienal. Provavelmente, sua estimativa foi comprometida pela ocorrência de um incêndio durante seu período amostral (veja capítulo 2). As curvas de crescimento obtidas neste estudo indicam que indivíduos com 3cm de altura levariam, em média, cerca de 30 anos (máximo de 84, mínimo de 14.5-17 anos) para atingir 90cm (o mais alto indivíduo medido). Essas curvas sugerem ainda que *P. polyanthus* tem crescimento praticamente indeterminado

(com uma ligeira desaceleração ao longo do tempo), ou seja, o crescimento iria cessar somente com a morte do indivíduo.

Em *Espeletia barclayana*, ocorre uma desaceleração notável da taxa de crescimento com o aumento do tamanho dos indivíduos (veja Cavelier *et al.* 1992). Nesse caso, indivíduos de *E. barclayana* atingem um tamanho máximo, além do qual o crescimento praticamente cessa.

A projeção do crescimento de *P. polyanthus* deve ser vista criticamente. Precisa-se considerar que a altura dos indivíduos amostrados em 1995 variou entre 3 e 77cm, sendo que os maiores foram mal representados. Extrapolações para alturas menores ou maiores seriam suspeitas. Além disso, não se tem informações relativas ao período de tempo transcorrido entre a dispersão e a germinação das sementes e ao período pós-germinação-plântulas de 3cm de altura. Por outro lado, sabe-se que a velocidade de crescimento deverá variar no tempo e no espaço, seguindo variações na quantidade de chuvas (em particular, o período de chuvas parece ter se estendido mais no primeiro semestre de 1997), nutrientes do solo, cobertura vegetal, etc. Intervalos de tempo mais longos entre as medidas iriam certamente gerar estimativas mais precisas, reduzindo erros entre as medidas de tamanho e refletindo maior variação nas condições ambientais ao longo do tempo. As estimativas das idades de outras plantas com arquitetura em roseta caulescente mostram grande longevidade: 93 anos para *Espeletia barclayana* (Cavelier *et al.* 1992), 100 anos para *E. lutescens*, 70-80 para *E. humbertii* (Smith 1981), 40-60 anos para *Lobelia keniensis* e *L. telekii* (Campanulaceae) (Young 1990) e aproximadamente 100 anos para *Senecio keniodendron* (Compositae) (Hedberg 1969).

A probabilidade de sobrevivência de *P. polyanthus* decresce linearmente com o aumento em tamanho, resultando numa curva de sobrevivência tipo I (Begon *et al.* 1996). Deve-se lembrar, no entanto, que a forma convexa foi determinada, assumindo-se que a população P0 se encontrava em estado estacionário. Todavia, não temos informações sobre a transição sementes-plântulas, que poderia alterar a forma desta curva.

Estruturas das Populações Aparentemente Não Perturbadas

A semelhança observada na estrutura das populações P0 e P1 sugere que elas tinham dinâmicas semelhantes, até a ocorrência do fogo na população P1 (ver capítulo 2). Ela

sugere ainda que são populações em pleno crescimento⁶, com grande número de indivíduos jovens e número progressivamente menor de indivíduos nas classes de tamanho subsequentes. O menor número de indivíduos na primeira classe de altura (0-5cm), observado na população P0 (Fig. 1.3), pode ser consequência da grande densidade local de gramíneas, dificultando sua localização. Por outro lado, isto poderia indicar uma baixa taxa de recrutamento e/ou alta mortalidade de indivíduos jovens. Em pradarias e chaparraais a germinação e/ou sobrevivência de sementes e a sobrevivência das plântulas podem ser inibidas pela alta densidade da vegetação, ocorrendo vigorosamente após sua remoção causada por incêndios (Christensen 1985, Tyler 1995, Vogl 1974). É possível que isso também ocorra nas populações de *P.*

polyanthus. Em alguns locais onde se situa a população P0, as gramíneas formam manchas extremamente densas, com mais de 50cm de altura. Pode-se imaginar que as poucas plântulas, derivadas das sementes que conseguem germinar nesse ambiente⁷, dificilmente iriam conseguir romper o emaranhado de gramíneas e teriam seu crescimento afetado pelo intenso sombreamento. É possível que algumas das plantas emergentes nestas manchas já estivessem bem desenvolvidas, antes das gramíneas atingirem tal desenvolvimento. Essas emergentes ainda afastam a vegetação circundante abrindo as folhas da roseta.

Padrão Espacial de *P. polyanthus*

Em *P. polyanthus* não existem mecanismos especiais para dispersão das sementes, o que é denominado de atelecoria (Ellner & Shmida 1981). Nessa espécie, os capítulos são as unidades de dispersão, pois caem no solo contendo os frutos (P.T. Sano, com. pess.). As sementes devem então ser liberadas após a decomposição dos capítulos.

O padrão espacial agregado observado na população P2 provavelmente originou-se, pelo menos em parte, em consequência da queda em massa de sementes nas proximidades da planta mãe. A mortalidade, ao longo do tempo, tenderia a reduzir o grau de agregação, fazendo com que indivíduos maiores se tornem cada vez menos frequentes e mais dispersas na população (Fig. 1.7A). As distribuições de frequências

⁶ No entanto, ambas poderiam estar também estabilizadas ($\lambda = 1$) ou decrescendo ($\lambda < 1$).

⁷ Faltam informações sobre fatores que determinam a germinação das sementes de *P. polyanthus*. No entanto, as sementes de *P. speciosus* são fotoblásticas positivas, sendo necessário luz para que a germinação ocorra (Carvalho & Ribeiro 1994).

de distâncias mínimas, entre pares de indivíduos de diferentes tamanhos, sugere maior risco de mortalidade para aqueles situados mais próximos, como seria de se esperar em consequência de competição intraespecífica (veja Mithen *et al.* 1984), ou da liberação de substâncias alelopáticas, como parece ocorrer em populações do arbusto

Coridothymus capitatus, da Grécia (Vokou 1992). Isso alteraria o grau de agregação ao longo do tempo, aumentando o espaçamento entre os indivíduos. Consistentemente, o grau de agregação de *P. polyanthus* diminuiu quando foram consideradas plantas pequenas ($I_h = 0.85$, $R = 0.46$) comparativamente às médias ($I_h = 0.66$, $R = 0.74$), passando (ou tendendo) a aleatório nas maiores ($I_h = 0.49$, $R = 0.78$). De modo similar, numa parcela de *Pinus palustris*, as plântulas eram altamente agregadas ($R = 0.37$), o mesmo ocorrendo com jovens e subadultos ($R = 0.41$). Por outro lado, o padrão dos adultos era mais próximo do aleatório ($R = 0.94$). O padrão espacial de *P. palustris* foi descrito como um mosaico de agrupamentos discretos de jovens e subadultos, sobre os quais se sobrepunha uma matriz de adultos bastante dispersos (Platt *et al.* 1988). Em *Pinus clausa* o padrão agregado dos jovens, gerado tanto pelas concentrações de sementes no solo, quanto pela existência de sítios favoráveis à germinação, gradualmente dá lugar a padrões aleatórios ou regulares nos adultos, em decorrência de competição intraespecífica (Parker *et al.* 1997). Mudanças em padrões espaciais são também descritos e esperados em várias espécies de plantas de deserto, em consequência de competição por água (King & Woodell 1973). Nesse caso, o padrão aleatório iria preceder o padrão regular, caso houvesse mortalidade mais elevada de indivíduos situados muito próximos uns dos outros⁸.

Como ocorre em plantas de deserto (ex. King & Woodell 1973), a tendência observada para o padrão espacial de *P. polyanthus*, passando de agregado a aleatório, quando são considerados indivíduos nas diferentes classes de tamanho, sugere a ocorrência de competição (provavelmente por água e/ou nutrientes), resultando na mortalidade mais acentuada de plantas situadas muito próximas umas das outras (Fig. 1.8A - veja no entanto o capítulo 5). Esta possibilidade é ainda reforçada pela correlação positiva encontrada entre os tamanhos das plantas e suas distâncias. Nesse caso, a competição estaria afetando o desenvolvimento: aparentemente plantas mais espaçadas atingem maior tamanho.

⁸ Isto pode ser demonstrado com o programa SEMENTES, quando se simula competição entre plantas reduzindo a sobrevivência dos indivíduos em função de suas distâncias - veja capítulo 3.

Correlações semelhantes foram observadas em várias espécies de arbustos de deserto (Yeaton & Cody 1986, Ehleringer 1984), em diferentes espécies de *Espeletia* dos Andes (Smith 1981) e até em *Pinus palustris*, das florestas norte-americanas (veja a Tabela 3 em Platt *et al.* 1988). Por outro lado, a correlação positiva encontrada, entre o tamanho de cada planta e de seu vizinho mais próximo, sugere que cada indivíduo se desenvolve próximo a outro do mesmo coorte, o que levaria à semelhança em seus tamanhos (veja capítulo 5).

A estrutura da população e o grau de agregação também variaram espacialmente na população P2. A predominância de indivíduos de pequeno porte entre 0 e 4m, com padrão agregado ($I_h = 0.79$, $R = 0.55$), sugere que esta região do mapa é um local onde ocorreu um recrutamento em massa de indivíduos, em tempo relativamente recente (Fig. 1.7A, E). Ao contrário, no restante do mapa, predominam os indivíduos de médio e grande porte e o grau de agregação ($I_h = 0.57$, $R = 0.86$) é mais próximo do aleatório (Fig. 1.7A, F). Isto indica uma população mais velha, e sugere que, nesta região do mapa, os eventos reprodutivos têm sido relativamente raros (veja capítulo 2).

Floração e Semelparidade em *P. polyanthus*

A semelparidade em diferentes espécies de plantas pode ter duas origens: a morte das plantas após o evento reprodutivo em consequência de modificações ambientais ou resultante da transformação do meristema apical em meristema reprodutivo (Harper 1977). Este último é o caso de *P. polyanthus*. Como a inflorescência dessa planta se originam à partir de seu meristema apical, sua morte inevitavelmente levará à morte da planta. Isso fica bastante evidente quando se compara *P. polyanthus* com *P. robustus*, cujas umbelas saem radialmente, à partir do eixo da planta. *Paepalanthus robustus* é iterópara, o que pode ser comprovado pelo exame de alguns indivíduos, que conservam os pedúnculos de antigas umbelas presos a diferentes alturas (obs. pess.).

As estimativas das probabilidade de floração natural de *P. polyanthus*, certamente comprometidas pelo pequeno tamanho da amostra, indicam que a chance de florescer aumenta com a altura do indivíduo. Como essa planta é semélpara e a produção de sementes também aumenta com o tamanho (veja capítulo 2), qualquer retardo na reprodução deveria ser vantajoso (veja Augspurger 1985). No entanto, adiar indefinidamente a reprodução pode não ser uma boa estratégia, tendo em vista os

riscos de mortalidade, que pode acontecer sem que a planta tenha se reproduzido ou estresse, que pode dar origem a florações bastante minguadas.

A estimativa de que 80-83% das plântulas iria morrer sem ter florescido, foi feita baseada no pressuposto de que a estrutura da população P0 era estacionária, o que pode não ser verdade (observe que nessa estimativa não se considerou a transição sementes-plântulas de 3cm, quando a mortalidade deverá ocorrer de forma muito mais acentuada) (veja capítulo 4 e também Castellani *et al.* 1995).

Como será mostrado nos Capítulos 2 e 4, a semelparidade tem uma grande influência sobre a dinâmica das populações dessa espécie.

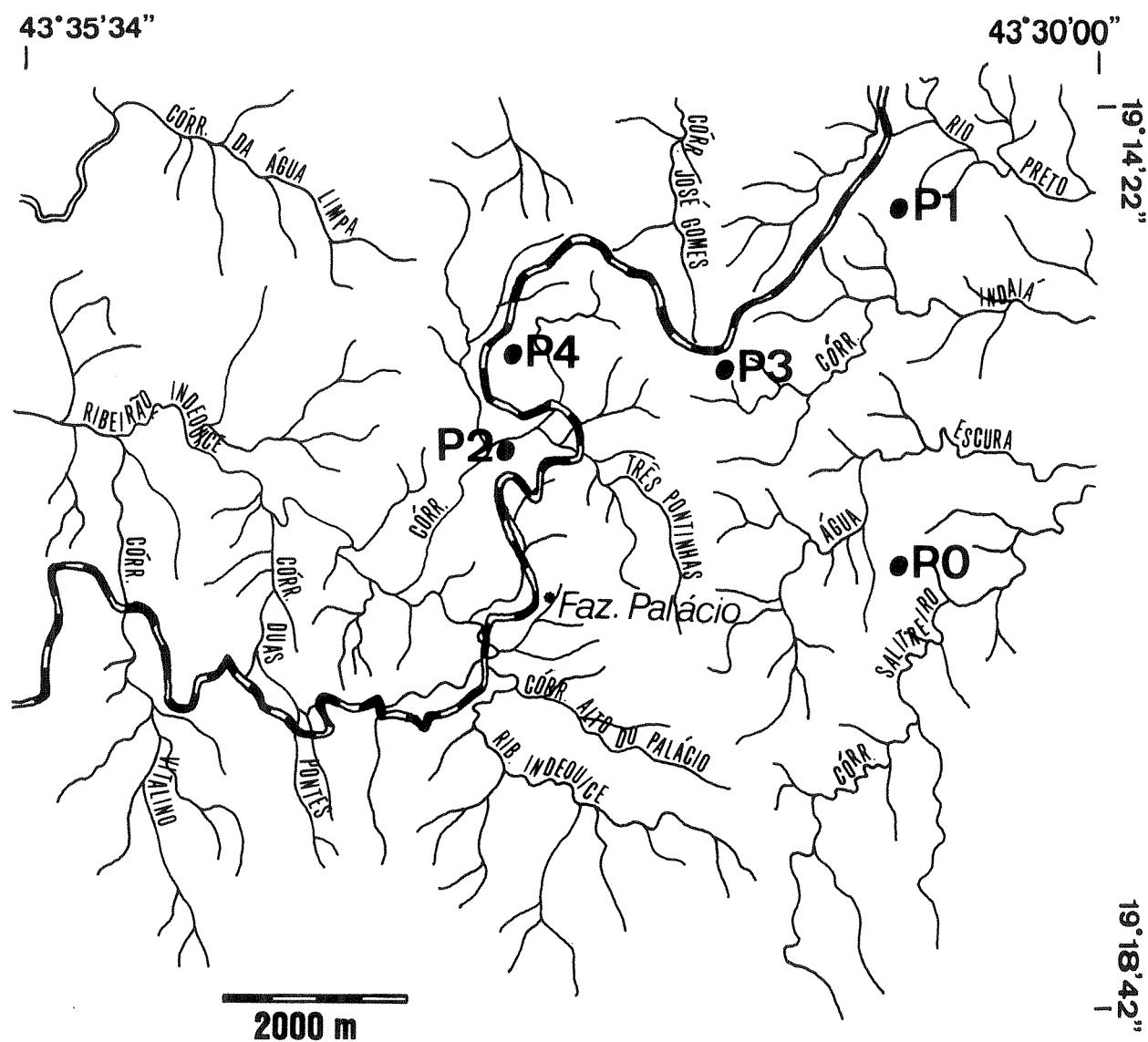


Figura 1.1. Mapa de um trecho da Serra do Cipó, cortado pela rodovia MG 010, mostrando a localização aproximada das cinco populações de *P. polyanthus* estudadas (baseado na Carta de Baldin/IBGE, escala 1:100.000, folha SE: 23-Z-C-III, 1992).

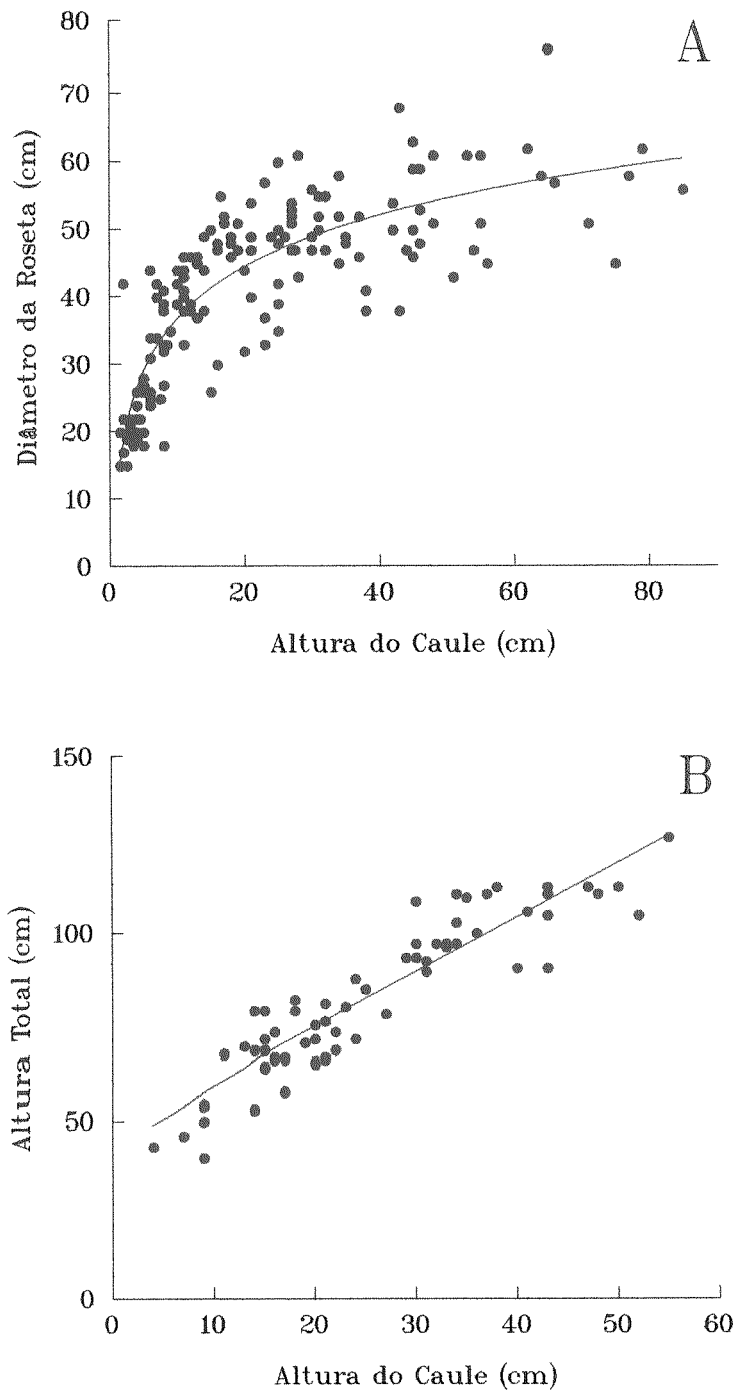


Figura 1.2 A) Relação entre o diâmetro da roseta e a altura do caule de *P. polyanthus*; B) Relação entre a altura total (caule + inflorescência) e a altura do caule.

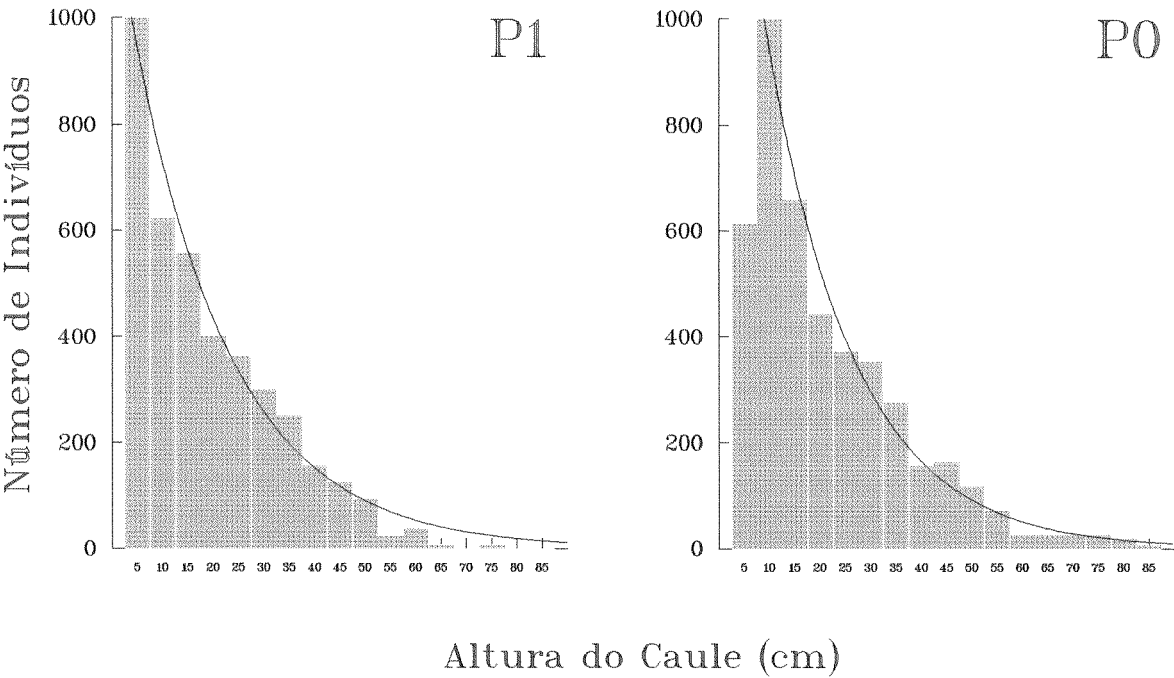


Figura 1.3. Comparação das estruturas das populações P1 e P0. As curvas exponenciais negativas (ajustadas sobre os histogramas) relacionam o número de indivíduos com a altura do caule.

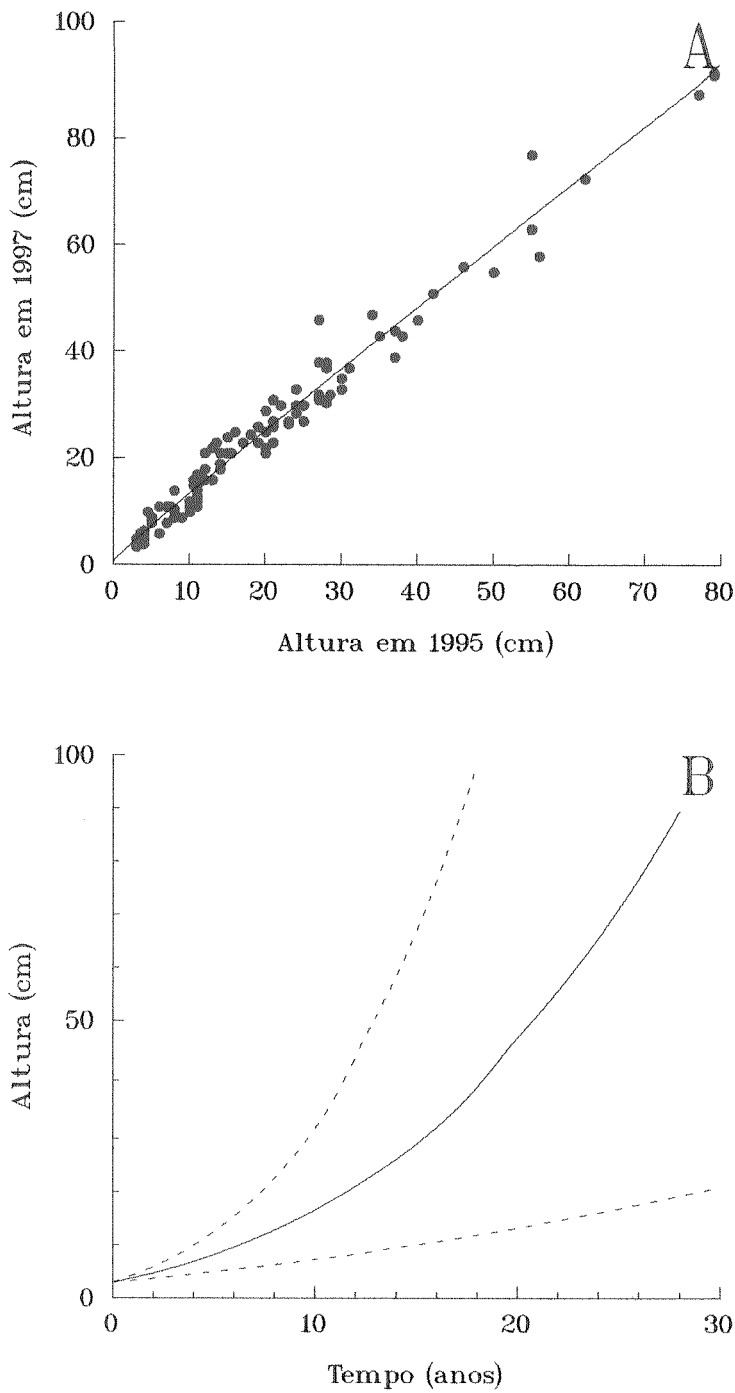


Figura 1.4 A) Relação entre as alturas finais e iniciais dos caules de *P. polyanthus* da população P0, após um intervalo de tempo de 2 anos; B) Curva de crescimento projetada a partir da equação relacionando as alturas finais e iniciais. As linhas pontilhadas definem um limite de confiança de 95%.

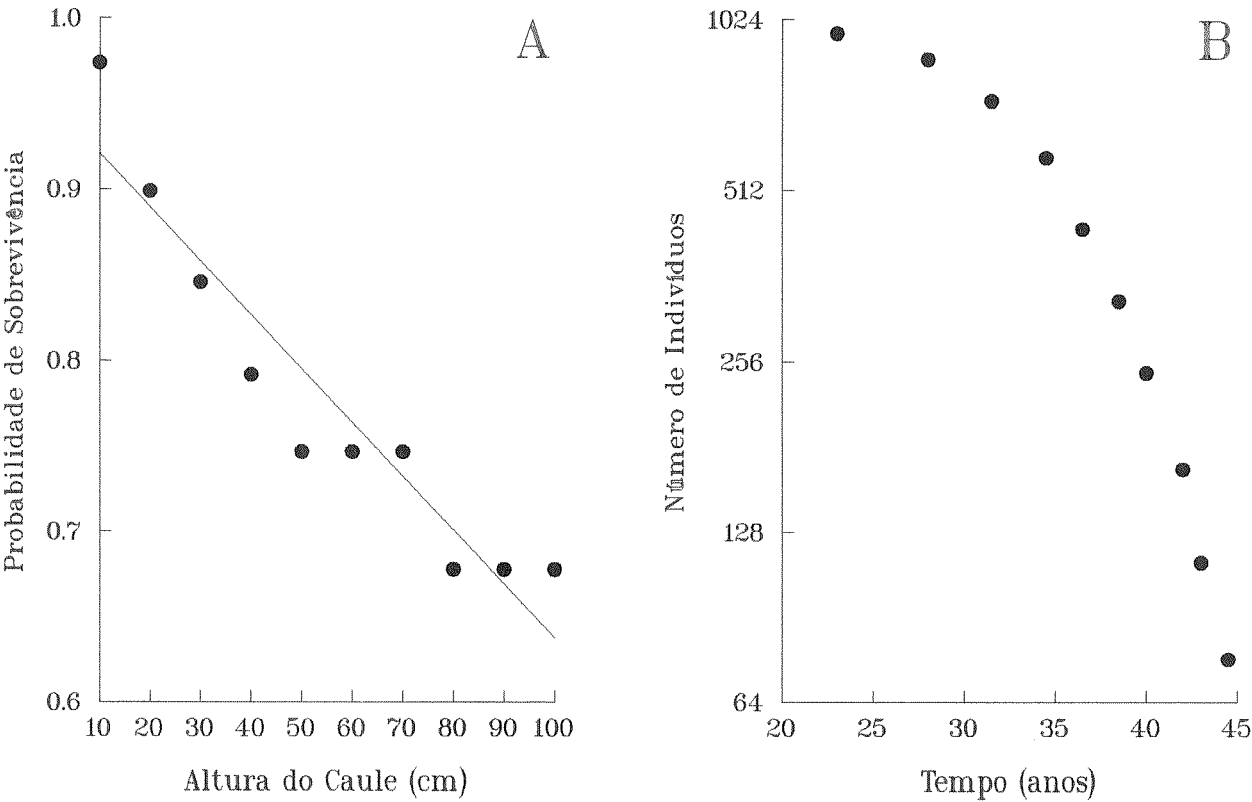


Figura 1.5 A) Probabilidade de sobrevivência de *P. polyanthus* em função da altura do caule; B) Curva de sobrevivência projetada ao longo do tempo.

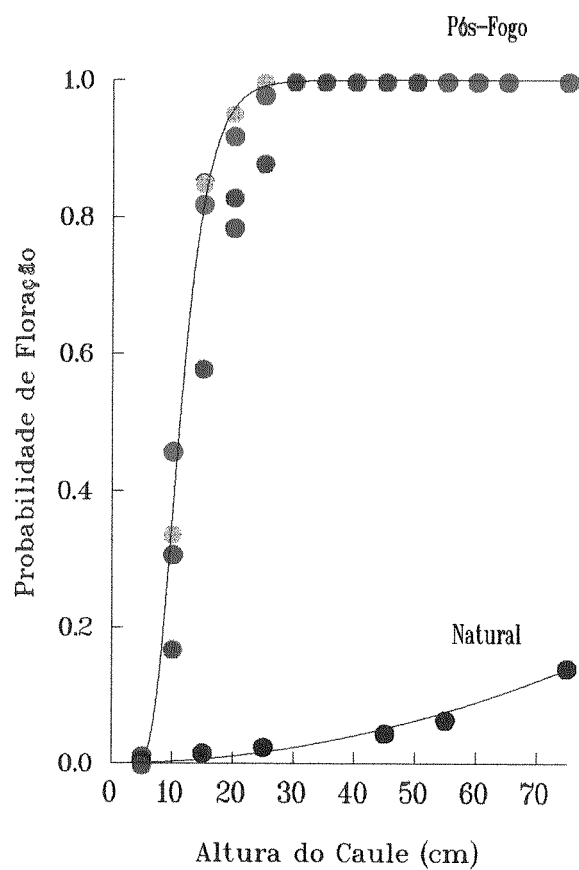


Figura 1.6. Relação entre a probabilidade de floração e a altura do caule de *P. polyanthus*. A floração natural foi observada na população P0 (pontos pretos) e as florações induzidas por fogo, nas populações P1 (pontos vermelhos), P2 (verdes), P3 (cinzas) e P4 (azuis). A curva sigmóide foi ajustada somente aos pontos referentes às populações P1, P3 e P4.

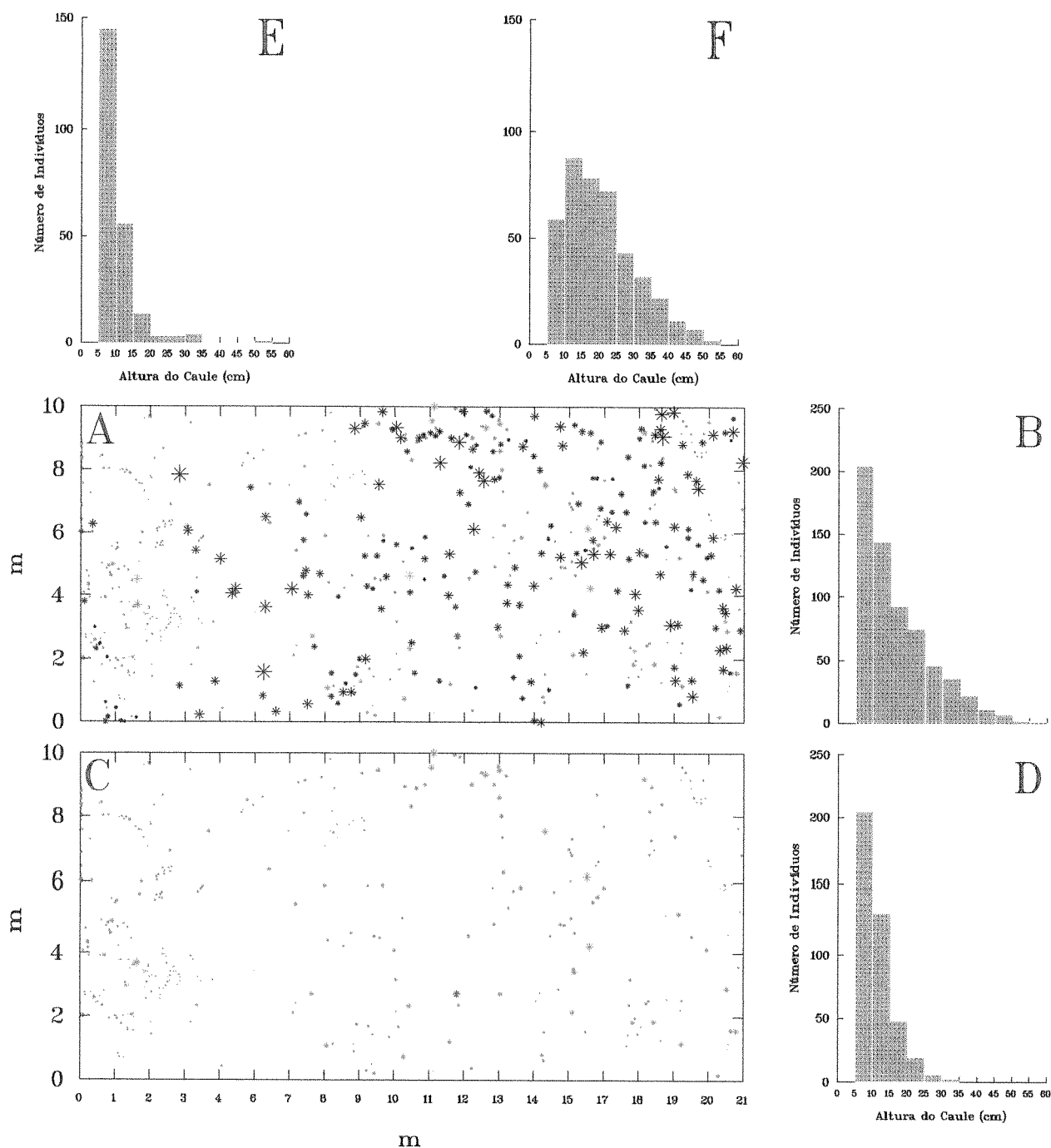


Figura 1.7 A) Padrão espacial e B) estrutura da população P2, durante a floração em massa induzida pelo incêndio ocorrido no final de 1995; C) Padrão espacial e D) estrutura da população P2 após a mortalidade em massa dos indivíduos que floresceram. Símbolos verdes representam indivíduos que não floresceram e os pretos os que floresceram após o fogo; símbolos vermelhos indicam floração natural e os azuis, indivíduos que morreram sem florescer, alguns provavelmente antes do fogo; Estrutura da população na área compreendida entre 0 e 4 m (E) e entre 4 e 21m (F).

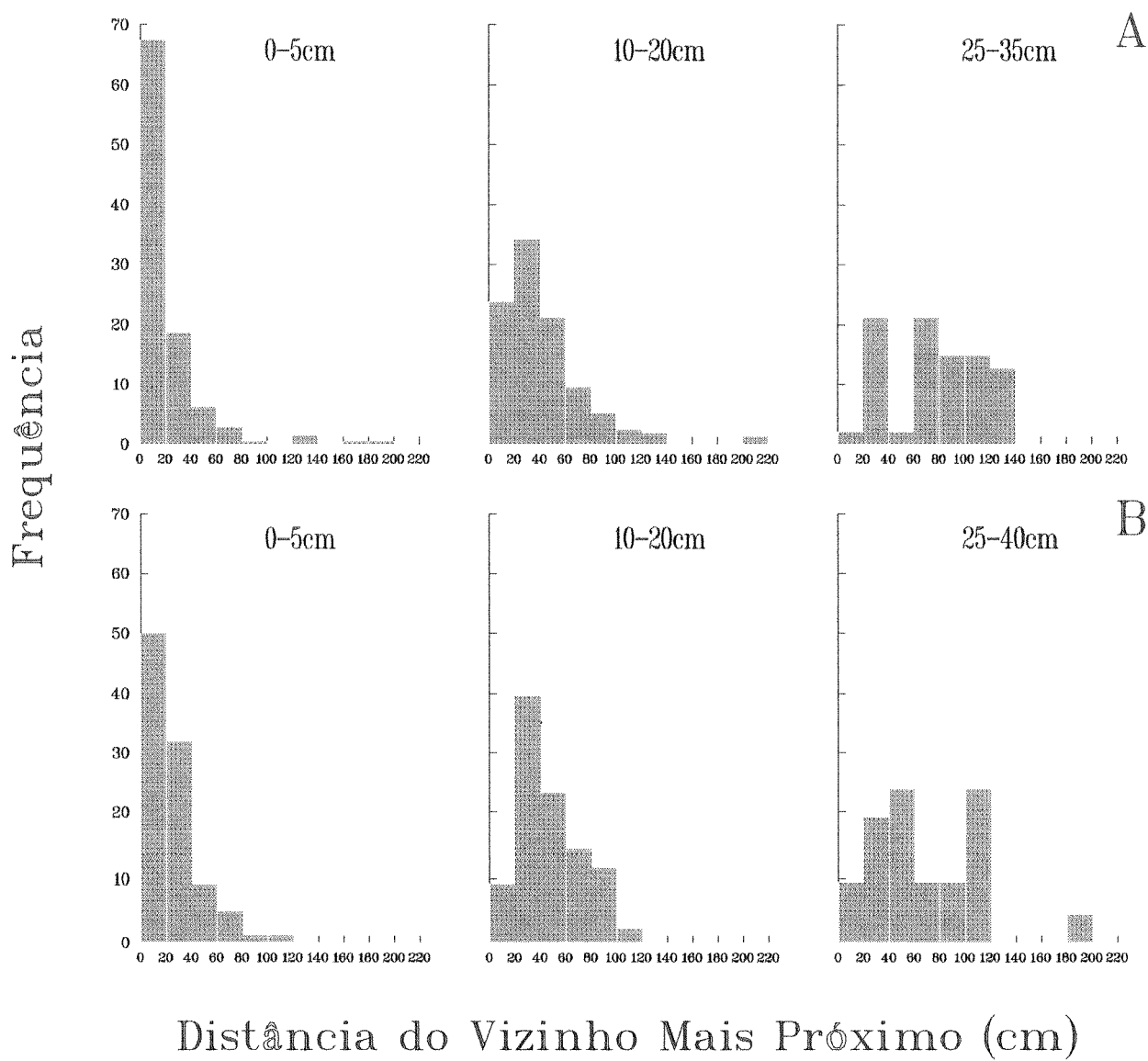


Figura 1.8. Distribuição das distâncias de cada indivíduo a seu vizinho mais próximo na população P2 (A) e na população simulada (B). Os valores correspondem às classes de tamanho dos indivíduos.

Capítulo 2

A INFLUÊNCIA DO FOGO SOBRE A DINÂMICA DE POPULAÇÕES DE *P. POLYANTHUS*

Resumo

O fogo induz florações em massa nas populações de *Paepalanthus polyanthus*. Populações atingidas por fogo são compostas por poucas classes de tamanho, e os indivíduos não ultrapassam 30cm de altura. Isso acontece porque a probabilidade de floração aumenta rapidamente com o tamanho, sendo 100% nos indivíduos com altura ≥ 30 cm. A produção de capítulos aumenta rapidamente com o tamanho, tendo sido observados indivíduos produzindo cerca de 2.000 a quase 50.000 capítulos, contendo em média de 1.3 a 10 sementes. Em decorrência do ciclo de vida semelparo de *P. polyanthus*, as populações que tem floração em massa deverão apresentar oscilações, resultantes da produção sincrônica de um gigantesco número de sementes, seguido da mortalidade dos indivíduos que floresceram. A amplitude dessas oscilações dependerá do intervalo de tempo entre incêndios.

O fogo provoca mudanças no padrão espacial, em virtude da eliminação dos indivíduos de maior porte, que geralmente são os mais dispersos dentro das manchas, resultando no aumento do grau de agregação. Variações no padrão espacial e na estrutura da população dentro das manchas podem indicar a ocorrência de antigos incêndios.

Apesar de ser imprevisível, o fogo pode tornar o ambiente temporalmente mais favorável ao estabelecimento e/ou sobrevivência das plântulas de *P. polyanthus*, eliminando a densa cobertura de gramíneas e devolvendo nutrientes para o solo. Nessa espécie, o fogo pode ter favorecido a evolução da semelparidade, ligada também à grande longevidade: os indivíduos deveriam sobreviver por longos períodos de tempo, até a ocorrência de um incêndio. Nessa ocasião, um único e concentrado esforço reprodutivo, seria vantajoso. Além disso, com a morte da planta mãe, espaço, água e nutrientes estarão mais disponíveis às plântulas, que estarão se desenvolvendo nas suas proximidades.

Palavras-Chave: fogo, floração em massa, estrutura da população, padrão espacial, evolução da semelparidade.

Introdução

Diferentes espécies de plantas respondem ao fogo de forma complexa e variada, assim como são os efeitos sobre o ambiente físico. Em vista disso, é necessário saber como o fogo afeta o ambiente e como ele influencia a sobrevivência de diferentes espécies de plantas. Esse conhecimento é fundamental na tomada de decisões referentes ao manejo e conservação de espécies e ecossistemas inteiros.

O calor gerado com a queima pode atuar como um agente mutagênico, supostamente responsável pela evolução de espécies e ecótipos adaptados ao fogo, como parece ser o caso de algumas famílias como a das Gramíneas (Vogl 1974). A queima da matéria orgânica libera grandes quantidades de energia causando a elevação acentuada da temperatura do ar e do solo, a níveis letais para determinadas espécies e/ou para diferentes estádios de desenvolvimento (Miranda *et al.* 1996, Moreira 1996, Sato & Miranda 1996).

Com a queima, grande quantidade de nutrientes, retidos como matéria orgânica morta, é colocada novamente em circulação, sob a forma de cinzas. No cerrado, esses nutrientes ficarão temporariamente disponíveis, principalmente para as plantas do estrato herbáceo, cujos sistemas radiculares são superficiais (Coutinho 1992). Por outro lado, grandes quantidades de nitrogênio, fósforo, potássio, cálcio, magnésio e enxofre são transferidos para a atmosfera, como fumaça. Esses nutrientes retornarão gradualmente ao solo, por ação da gravidade, ou dissolvidos na água da chuva. Como a movimentação das massas de ar na atmosfera é imprevisível (Palmer 1992), torna-se bastante improvável que esses nutrientes sejam depositados no mesmo lugar de origem. Isto significa que incêndios repetidos podem empobrecer gradualmente o solo, uma vez que as taxas de perda de nutrientes podem ser maiores que as taxas de reposição (Coutinho 1992, Howe 1994, Rodrigues 1996). A eliminação da parte aérea da vegetação, além de alterar temporariamente o microclima, abrirá espaço para a colonização de espécies via sementes. Além disso, o fogo induz a floração de muitas herbáceas e subarbustivas (Coutinho 1992, Miranda & Klink 1996).

Nos campos e nos cerrados o fogo pode modificar profundamente a fisionomia da vegetação, ao alterar temporariamente as chances de sobrevivência e as habilidades competitivas de diferentes espécies. Incêndios frequentes resultam na eliminação gradual das lenhosas ou sensíveis à queima, favorecendo espécies que possuem sistemas radiculares superficiais e/ou que sejam capazes de rebrotar a partir de rizomas

subterrâneos, como as gramíneas (Coutinho 1992, Howe 1994, Moreira 1996, Miranda & Klink 1996, Sato & Miranda 1996, Silva *et al.* 1996, veja também Warming & Ferri 1973).

A velocidade de acúmulo de matéria orgânica (diretamente ligada à qualidade nutricional e ao conteúdo de água dos solos), determina a intensidade e a frequência dos incêndios (Ramos-Neto & Pinheiro-Machado 1996). Por sua vez, diferentes combinações de frequências e intensidades afetam diferencialmente o crescimento, a sobrevivência e a reprodução dos indivíduos de uma população, determinando, em última análise, seu destino. O conhecimento disponível da dinâmica temporal das populações de várias espécies de plantas, submetidas a incêndios de diferentes intensidades e frequências, resulta de informações obtidas no campo e geradas por modelos de simulação. Assim, dados de campo e simulações indicam que, nas savanas venezuelanas, o crescimento da gramínea *Andropogon semiberbis* é favorecido com o aumento da frequência dos incêndios, que favorece a sobrevivência e acelera a transição entre os estádios de vida dessa espécie. Isso parece estar associado à rápida ciclagem de nutrientes e liberação de espaço propiciado pelo fogo (Silva *et al.* 1991). Por outro lado, em altas frequências e/ou intensidades, os incêndios podem extinguir populações locais ou diminuí-las criticamente, como acontece com o cipreste australiano, *Callitris intratropica*. Nesse caso, a extinção parece associada a um aumento das taxas de mortalidade dos indivíduos pertencentes aos diferentes estádios (Price & Bowman 1994). Em uma espécie de *Banksia* (Proteaceae), também da Austrália, a dispersão e a germinação das sementes comumente depende da passagem do fogo, quando estas são liberadas do interior de seus frutos lenhosos. No entanto, os estádios juvenis são sensíveis à queima. Isto resulta no aumento da chance de persistência das populações desta planta, quando a frequência de incêndios é intermediária (Bradstock *et al.* 1996). Maiores tamanhos populacionais são também esperados nas melastomataceas arbustivas, *Miconia albicans* e *Clidemia sericea*, das savanas de Belize, quando os incêndios ocorrem com frequências intermediárias. No caso dessas duas espécies, o fogo remove o folheto, promovendo o estabelecimento e a germinação das sementes. No entanto, as plantas requerem um intervalo mínimo de tempo para que atinjam tamanhos a partir dos quais, se tornam tolerantes à queima (Myanishi & Kellman 1986).

Na Serra do Cipó, quando os incêndios atingem as manchas de *P. polyanthus*, induzem a floração em massa dos indivíduos, aproximadamente 3 meses após a ocorrência do fogo. Como esses incêndios afetam a dinâmica das populações de *P. polyanthus*? Podem eles ser vantajosos? Seriam esses incêndios um distúrbio recente, associado à ocupação humana, ou ao contrário, um distúrbio antigo, que poderia ter influenciado a evolução de sua história de vida?

Para compreender como a dinâmica de *P. polyanthus* é afetada pelo fogo, é preciso comparar as estruturas e padrões espaciais de populações com diferentes histórias de fogo. Por outro lado, para compreender a possível influência do fogo em sua evolução, é necessário interpretar o significado adaptativo de seu ciclo de vida, frente a esse distúrbio.

Materiais e Métodos

Descrição das Áreas de Estudo

Esse estudo foi realizado em 4 (de um total de 5) populações de *P. polyanthus*, duas situadas fora e duas no interior da área do Parque Nacional da Serra do Cipó. Essas populações foram escolhidas porque apresentavam-se em diferentes estágios de desenvolvimento, devido à história do fogo na região. Elas serão identificadas por números, que indicarão uma suposta sequência no grau de impactação por fogo, sendo P0 a menos impactada e P4 a mais impactada. As épocas de ocorrência dos incêndios foram baseadas em registros pessoais e em observações feitas por funcionários do IBAMA; as coordenadas geográficas das populações (Tabela 2.1, Fig. 1.1) foram obtidas com um GPS 100 Garmin, modelo SRVY II.

Tabela 2.1. Localização, característica e época de ocorrência dos incêndios nas populações de *Paepalanthus polyanthus* estudadas.

População	Localização Aproximada	Característica	Época do 1º Incêndio	Época do 2º Incêndio	Época do 3º Incêndio
P0	19°16'35''S 43°31'41''W	Indivíduos com até 85cm de altura	----	----	----
P1	19°14'50''S 43°31'02''W	Indivíduos com até 75cm de altura	Final de 1994	----	----
P2	19°16'06''S 43°33'04''W	Indivíduos com até 55cm de altura	Final de 1995	----	----
P3	19°15'38''S 43°31'56''W	Indivíduos com até 50cm de altura	Final de 1987-início de 1988	Início de 1995	----
P4	19°15'33''S 43°33'06''W	Indivíduos com até 30cm de altura	Final de 1990-início de 1991	Metade de 1992	Metade de 1994

Ocorrência de Incêndios nos Campos de Altitude

Pode o fogo ter influenciado a evolução da história de vida de *P. polyanthus*? A resposta a essa questão está condicionada à ocorrência, intensidade e frequência de incêndios naturais na Serra do Cipó e, de uma maneira geral, nos campos de altitude. Para tentar responde-la, procurou-se os registros de incêndios no Parque Nacional da Serra do Cipó e, para comparação, os do Parque Nacional da Serra da Canastra, cobertos por vegetação semelhante a dos campos da Serra do Cipó, onde ocorrem incêndios provocados por raios. Foram comparadas a época do ano, frequência e a área queimada pelos incêndios naturais e de origem antrópica.

Probabilidades de Floração Após a Passagem do Fogo

Nas populações de *P. polyanthus* atingidas por incêndios (P1, P3 e P4) foram medidos os tamanhos de pelo menos 500 indivíduos (em cada população), ao longo de transectos aleatórios. Com essas medidas foram obtidas as taxas e as probabilidades de floração induzidas pelo fogo, em função da altura dos caules. Para descrever a relação entre estas variáveis, fez-se o ajuste de uma curva sigmóide, que melhor descrevia o padrão observado, ajustada através do método de minimização Simplex (Wilkinson 1989). As probabilidades de floração da população P2, obtidas posteriormente, não foram incluídas nesses cálculos.

Estimativas dos Períodos de Tempo Mínimos Sem a Ocorrência de Fogo

As curvas de crescimento obtidas para *P. polyanthus* (capítulo 1) foram usadas para estimar o período mínimo de tempo que as populações P4, P3 e P1 ficaram sem ser queimadas. Para isto, inferiu-se que um indivíduo deveria ter uma altura máxima em torno de 25cm (que corresponde a probabilidades de floração de 99%), para que pudesse ter sido queimado no passado, sem no entanto, entrar em floração (o que aconteceria com probabilidade de 1%). Portanto se um indivíduo qualquer de uma das populações tem altura de, por exemplo, 27cm (= 100% de probabilidade de floração), ele necessariamente nunca foi queimado. Após serem queimadas pela última vez, a altura máxima verificada nos indivíduos amostrados na população P4 foi de 28cm, na P3 48cm e na P1 72cm. Com as curvas de crescimento, calculou-se os períodos de tempo necessários para os incrementos em altura correspondentes a 3, 23 e 47cm.

Produção de Capítulos

A produção de capítulos foi comparada entre as populações P1 e P4. Para isso, mediu-se o tamanho e contou-se o número de umbelas de 62 indivíduos da população P1 e 61 indivíduos da população P4. Uma das umbelas de cada indivíduo foi coletada para contagem do número de capítulos. O total produzido por planta foi estimado pelo produto: número de capítulos/umbela x número de umbelas/planta. A relação entre o número de capítulos e o tamanho da planta foi determinada por meio de regressão múltipla (Zar 1984) e comparada entre populações. Para isso, o local (P4/P1) entrou no modelo de regressão como variável muda (0 e 1).

Produção de Sementes

Na população P4 estimou-se o número de capítulos e de sementes produzidas por 15 indivíduos, cujos tamanhos foram medidos. Para a estimativa do número de sementes, as inflorescências de cada indivíduo foram recolhidas em sacos plásticos, quando já estavam secando. Posteriormente, 100 capítulos de cada inflorescência foram coletados aleatoriamente e triturados com água em um liquidificador, para a liberação das sementes. Devido à sua maior densidade, as sementes são facilmente separadas dos fragmentos dos capítulos que ficam em suspensão. As sementes foram posteriormente contadas com ajuda de contador-de-mão Hand Tally H102-4.

Foi feita uma regressão passo-a-passo (Wilkinson 1989) para verificar a relação entre a produção média de sementes, o número de capítulos, a altura do caule e o diâmetro da roseta de cada indivíduo. A produção de sementes/capítulo foi estimada através da relação entre o número médio de sementes e o número de capítulos.

Dispersão das Sementes

Paepalanthus polyanthus não possui nenhum mecanismo especial para dispersão das sementes. Após a floração os capítulos permanecem presos à planta durante vários meses. À medida que secam os capítulos se desprendem, juntamente com seus pedúnculos, caindo ao redor da planta. É provável que grande parte das sementes seja então desprendida e depositada no solo, após a decomposição dos capítulos. Usou-se a localização dos capítulos, caídos ao redor da planta, como possível indicativo da curva de dispersão de sementes. Para isso, foram colocados debaixo de um indivíduo em final de floração, 68 recipientes plásticos com 35cm² de área, dispostos radialmente em 7 fileiras e distanciados até 80cm à partir da base do caule da planta. Esses recipientes foram deixados durante aproximadamente 2 semanas para a coleta dos capítulos que se desprendiam e que posteriormente foram contados. Para visualizar a curva de dispersão dos capítulos em torno da planta, foi feito o ajuste de uma superfície (método Kernel, Wilkinson 1989), relacionando o número de capítulos com a distância do caule. A equação de dispersão foi obtida por meio do ajuste de uma curva log-normal relacionando essas variáveis.

Mudanças na Estrutura da População Pós-Floração em Massa

Uma vez que *P. polyanthus* floresce e morre, a comparação das estruturas de diferentes populações, antes e pós-florações em massa, permite compreender como o fogo influencia suas dinâmicas. Para se obter as mudanças nas estruturas das populações, a distribuição de frequências de tamanhos dos indivíduos antes da floração foi comparada com a distribuição de frequências de tamanhos imediatamente após a floração (número total de indivíduos menos os que floresceram, em cada classe de tamanho).

Mudanças no Padrão Espacial Pós-Floração em Massa

Para verificar a ocorrência de alterações no padrão espacial imediatamente após as florações em massa, foram comparados os padrões espaciais da população P2 após a

mortalidade dos indivíduos que floresceram e antes da passagem do fogo. As estruturas dessas populações foram também comparadas com as compreendidas entre 0 e 4m e entre 4 e 21m. Todas as análises foram feitas com o programa ANORAK (veja capítulo 1).

Outras análises estatísticas e gráficos foram feitas com o pacote SYSTAT-SYGRAPH (Wilkinson 1988, 1989).

Resultados

Ocorrência de Incêndios nos Campos de Altitude

O Parque Nacional da Serra da Canastra, MG, situa-se entre 20°10' e 20°30' S de latitude e 46°50' e 47°00' W de longitude, é coberto por grandes extensões de campos em altitudes entre 1300 e 1500m. Neles são freqüentes incêndios na estação seca, provocados por fazendeiros para renovação dos pastos, chegando a queimar grandes extensões de campo, estimadas entre 350 e 13.000 ha. Incêndios provocados por raios são também comuns nos meses de chuva, queimando extensões de campos entre 1.5 e 7000 ha (Fig. 2.1A, B) (fonte: IBAMA/Belo Horizonte).

Incêndios são também bastante freqüentes em toda extensão da Serra do Cipó. São também de origem antrópica e provocados por fazendeiros e pessoas que trafegam pela rodovia que liga Conceição do Mato Dentro a Belo Horizonte. Parte desses incêndios atinge áreas do Parque Nacional da Serra do Cipó, muitas vezes queimando extensões estimadas em até 300 ha. Esses incêndios se concentram nos meses secos em altitudes que variam entre 770 e 1350m (Fig. 2.1C, D). No Parque, entretanto, não foram registrados incêndios provocados por raios, mas acredita-se que ocorram (Fonte: IBAMA/Belo Horizonte).

Probabilidade de Floração após a Passagem do Fogo

Após serem queimadas as plantas com altura de caule maior que 5cm podem florir. A probabilidade de floração aumentou rapidamente com a altura, sendo 100% em plantas maiores que cerca de 30cm. Uma curva sigmóide, relacionando as probabilidades de floração com as alturas dos caules, foi ajustada aos dados acumulados das três populações (P1, P3 e P4): $\text{Prob}(x) = (1 - e^{-0.314x})^{22.73}$ (Fig. 1.6).

As probabilidades de floração da população P2, mostraram-se menores que as verificadas nas populações anteriores. No entanto, a probabilidade de floração era também de 100% em plantas com cerca de 30cm de altura.

Estimativa do Tempo mínimo Sem a Ocorrência de Fogo

Ambas as curvas de crescimento de *P. polyanthus* geraram estimativas relativamente semelhantes, para o intervalo de tempo mínimo sem a ocorrência de incêndios. As estimativas de tempo, com velocidade de crescimento média e lenta, são as que mais se aproximam dos valores observados (Tabela 2.2).

Tabela 2.2: Estimativas do tempo mínimo sem a ocorrência de incêndios em 3 populações de *P. polyanthus*, baseadas nas equações de crescimento: $y = [0.338 + 1.043 \sqrt{(x+0.5)}]^2 - 0.5$ (Equação 1) e $y = 1.493 x^{0.944}$ (Equação 2)

População	Incremento em altura (cm)	Número de anos observado	Equação 1 Equação 2					
			Número de anos estimado c/ crescimento					
			lento		rápido		lento	
			médio	médio	médio	médio	médio	médio
P4	3	~ 2	1.5	1	0.5 - 1	---	1	0.5
P3	23	~ 7	10	6.5	5	---	6	2.5 - 3
P1	47	≥ 15	17	11	8.5	---	10.5	4.5 - 5

Produção de Capítulos

O número de umbelas de *P. polyanthus* variou entre 10 e 99, com diâmetro entre 5.5 e 7.0cm, e cada uma delas era constituída de 142 a 496 capítulos. Estes são pequenos (~4mm), brancos, tem odor adocicado e permanecem vistosos durante algumas semanas. Em algumas ocasiões foram vistos pequenos hemípteros, coleópteros e dípteros copulando sobre os mesmos.

O número de capítulos produzidos (ncap) aumentou rapidamente com o tamanho dos indivíduos, de cerca de 2000 a quase 50.000 (Fig. 2.2A), sendo influenciado pelo diâmetro das rosetas (diam) e pela altura dos caules (altc): $\ln(ncap) = 1.430 + 1.484 \ln(diam) + 0.673 \ln(altc)$, $r^2 = 0.62$, $p < 0.0001$, $n = 108$. Os coeficientes estandardizados da regressão indicam que a altura (coef. = 0.545) tem mais influência que o diâmetro da planta (coef. = 0.419), na determinação do número de capítulos. A maior produção foi notada nos indivíduos de maior porte da população P1 (Fig. 2.2A).

Dispersão dos Capítulos

Alguns meses após a floração, as plantas estarão completamente secas. Os capítulos, contendo as sementes, caem facilmente ao redor da planta, derrubadas por vento ou pelo contato com animais que passam entre as plantas. Em consequência disso, após a decomposição dos capítulos, provavelmente grande parte das sementes será liberada bem próxima à planta mãe. Ventos de forte intensidade podem tombar o caule. Isso, juntamente com a interceptação pela roseta de parte dos capítulos que se desprendem, pode resultar em uma distribuição irregular dos mesmos em torno da planta mãe (Fig. 2.2B). A dispersão parece bastante limitada: a maior parte dos capítulos caiu entre 20 e 30cm de distância do caule. Os que atingiram maiores distância não ultrapassaram 80cm. A relação entre o número de capítulos e a distância do caule foi descrita pela função: $y = 29.5e^{-(0.112(x - 22.4))^2}$, $r^2 = 0.954$, $n = 10$.

Produção de Sementes

O número médio de sementes produzidas por indivíduo foi de 1.3 a 10 vezes o número de capítulos. O número de sementes não variou com o número de capítulos, mas aumentou com a altura dos indivíduos ($y = -3.30 + 0.53 x$, $r^2 = 0.465$, $P = 0.003$, $n = 15$) (Fig. 2.2C). A produção estimada de alguns indivíduos da população P4 (número médio de sementes x número de capítulos) variou de 5662 a 113965 sementes (Fig. 2.2D).

Mudanças na Estrutura das Populações Pós-Floração Induzida por Fogo

A cobertura de gramíneas, antes da ocorrência dos incêndios, era bastante variável nas diferentes populações de *P. polyanthus*. No entanto, em nenhuma população foi notada mortalidade de indivíduos dessa espécie, causada diretamente pelo fogo.

Populações que se desenvolveram na ausência de fogo, por um longo período de tempo, como P0 e P1, devem ser compostas por grande número de indivíduos de grande porte (Fig. 2.3) e, portanto, com alta probabilidade de florescerem pós-incêndios. Essas populações sofreram grandes modificações em suas estruturas, devido à alta mortalidade de adultos pós-floração. A mortalidade de adultos na população P1 foi de 63% (Fig. 2.3).

Por outro lado, as populações P4 e P3, queimadas a curtos intervalos de tempo e compostas predominantemente por indivíduos de pequeno porte, não sofreram

modificações tão acentuadas em suas estruturas. Essas populações perderam, respectivamente 12 e 22% de seus adultos (Fig. 2.3).

A população P2 provavelmente estava situada entre esses dois extremos. Sua taxa de floração foi cerca de 59% (veja adiante).

As funções relacionando as probabilidades de floração natural e pós-fogo, em função das alturas dos caules (Fig. 1.6), foram usadas para projetar as mudanças que seriam verificadas na estrutura da população P0, decorrentes exclusivamente da floração. A estimativa é que, após o primeiro incêndio, cerca de 68% da população de adultos iria florescer e, portanto, morreriam após a floração (Fig. 2.3). O esperado, devido a floração natural, seria 1.5%. Caso os incêndios continuassem acontecendo, a intervalos de 1 ano, a percentagem de adultos florescendo cairia para 12, 7 e 6% (Tabela 2.3).

Tabela 2.3. Alterações esperadas na estrutura da população P0 devidas à perda de adultos que florescem naturalmente ou após florações induzidas por incêndios repetidos, ocorrendo a intervalos de 1 ano:

altura (cm)	estrutura inicial	após 1 ano sem fogo	após o 1º incêndio	após o 2º incêndio	após o 3º incêndio	após o 4º incêndio
0 - 5	94	94	94	94	94	94
5 - 10	153	152	97	87	78	70
10 - 15	101	101	19	7	3	1
15 - 20	68	67	3			
20 - 25	57	56	1			
25 - 30	54	53				
30 - 35	42	41				
35 - 40	24	23				
40 - 45	25	24				
45 - 50	18	17				
50 - 55	11	10				
55 - 60	4	4				
60 - 65	4	4				
65 - 70	4	4				
70 - 75	4	3				
>75	4	4				

Obs. Não foram consideradas alterações devidas ao crescimento, mortalidade natural e recrutamento de indivíduos.

Herbivoria

Algum tempo após a ocorrência dos incêndios, algumas populações (entre elas a P1) foram atacadas por lagartas da mariposa *Paracles sp.*⁹ (família Arctiidae). Esses

⁹ Espécie nova, depositada na coleção de Vítor Beker, com o nº : VOB 77951.

insetos são extremamente vorazes: em uma população não descrita neste trabalho, muitas rosetas foram quase totalmente comidas (Fig.i.2d). Sessenta e oito plantas, num total de 205 amostradas, morreram após o ataque desses insetos. No entanto, a mortalidade parecia associada a manchas de solo praticamente desprovidas de vegetação. As lagartas também se alimentam dos pedúnculos dos capítulos (Fig. i.2e), o que irá provocar uma redução na produção de sementes.

Mudanças no Padrão Espacial Pós-Floração Induzida por Fogo

A população P2, diferenciada espacialmente (Fig. 1.7A), sugere que tenha sido atingida parcialmente por um incêndio anterior ao de 1995. Isso pôde ser inferido devido à alta frequência relativa de jovens, em parte da população (compreendida entre 0 a 4m) enquanto a outra parte (4 a 21m) apresentava uma tendência oposta (Fig. 1.7 E, F). Fora um indivíduo com 50cm de altura, o mais alto encontrado na parcela, entre 0 e 4m, tinha 29cm. O período de tempo estimado para um incremento de altura equivalente a 4cm, com velocidade média de crescimento, foi de 6.5 a 7.0 anos (mínimo de 3 a 3.5 e máximo de 10.5 anos).

Após a floração que se seguiu ao incêndio de 1995, a densidade foi reduzida de 2.69 para 1.58 indivíduos/m² e o grau de agregação aumentou (Tabela 2.4, Fig. 1.7C), em virtude da eliminação dos indivíduos que floresceram, na sua maioria de médio a grande porte, que tinham distribuição tendendo a aleatória (Tabela 1.3). Observe o aumento das correlações tamanho x distância e tamanho x tamanho (Tabela 2.4). Finalmente, observe a grande semelhança entre as estruturas da população antes da floração em massa e entre 4 e 21m (Fig. 1.7B, F) e após a floração em massa e entre 0 e 4m (Fig. 1.7D, E).

Tabela 2.4. Padrões espaciais encontrados para a população P2, antes e após a mortalidade em massa dos indivíduos que se seguiu à floração:

Aspecto analisado	R	z	P<	padrão	h	lh	P<	padrão	r _{altidist}	r _{altalt}	n
antes da mortali- dade em massa	0.79	9.11	0.0001	agreg.	1.71	0.63	0.0001	agreg.	0.51	0.52	566
após a mortali- dade em massa	0.49	17.57	0.0001	agreg.	2.41	0.70	0.0001	agreg.	0.64	0.62	332

Discussão

O Fogo nos Campos de Altitude

O fogo é considerado um importante fator na estruturação e evolução dos ecossistemas campestres (Christensen 1985, Daubenmire 1968, Howe 1994, Vogl 1974). Nestes ecossistemas, os raios são considerados ainda os maiores causadores dos incêndios (Vogl 1974), embora a influência antrópica ganhe cada vez mais importância (Howe 1994, Silva *et al.* 1991). No Brasil, o fogo pode ter tido influência marcante na evolução da vegetação. Restos de madeira carbonizada, encontrados em Pirassununga (São Paulo), e datadas em aproximadamente 8600 anos, atestam a ocorrência do fogo em épocas pré-históricas. Muitas espécies dos cerrados tem características pirofíticas, exigindo a ocorrência do fogo em intervalos determinados de tempo. É possível também que incêndios repetidos tenham transformado os cerrados em campos limpos (Coutinho 1992).

Embora não haja registro de incêndios provocados por raios na Serra do Cipó, é provável que eles ocorram, pois parecem frequentes nos campos da Serra da Canastra, situada quase na mesma latitude e com altitudes semelhantes às da Serra do Cipó (incêndios provocados por raio também foram registrados no Cerrado das Emas, GO - Coutinho 1992, O.J. Marini-Filho, com. pess.). Isso talvez pudesse explicar as adaptações verificadas nas plantas da Serra do Cipó (e da Cadeia do Espinhaço de uma maneira geral) que as tornam resistentes ao fogo (veja Giulietti *et al.* 1987). Nesse caso, o fogo pode ter desempenhado um importante papel na evolução da história de vida destas plantas. No entanto, verifica-se que extensões muito menores de campo são queimadas na Serra do Cipó, em relação à Serra da Canastra (Fig. 2.1B, D). Mesmo os incêndios provocados por raios, queimam maiores extensões na Serra da Canastra. Essa diferença poderia ser atribuída a práticas de queima diferentes dos habitantes locais, ou mesmo diferentes eficiências no combate a incêndios pelos guarda-parques. No entanto, ela pode indicar que o fogo não se propaga com tanta facilidade na Serra do Cipó, o que poderia estar relacionado à topografia mais acidentada, ventos menos intensos, maior descontinuidade da vegetação ou menor produtividade dos solos, determinando menor acúmulo de biomassa vegetal (veja Christensen 1985, Vogl 1974). Isto tornaria os incêndios mais imprevisíveis no tempo e no espaço na Serra do Cipó, comparativamente ao que se verifica na Serra da Canastra. Junte-se a isso o fato de que na região onde se encontra a Serra do Cipó

ocorrem entre 4 e 5 descargas elétricas da atmosfera para a terra/km²/ano, enquanto que na região da Serra da Canastra, ocorrem entre 6 e 7 (veja Carvalho *et al.* 1997).

A Sobrevivência à Queima e a Floração Induzida por Fogo

Plantas com arquitetura em roseta caulescente, como as do gênero *Paepalanthus*, evoluíram independentemente nos Andes, Hawaii, Nova Guiné e África (Cuatrecasas 1979, Hedberg & Hedberg 1979, Mabberley 1986, Smith 1979). Estas plantas se caracterizam por caules sem (ou com poucas) ramificações, que suportam rosetas em seus ápices. As folhas mortas são mantidas atadas ao caule, protegendo o caule e os vasos condutores da planta contra as grandes variações diárias de temperatura verificadas em ambientes de grande altitude, próximos aos trópicos (Smith 1979). Folhas persistentes no caule e altamente compactadas podem ser também vantajosas durante os incêndios. Quando populações de *P. polyanthus* são atingidas por fogo, as plantas resistem à queima, pois a base das folhas não é totalmente queimada, restando uma camada de bainhas foliares que isola os vasos condutores do efeito de altas temperaturas. Além disso, os meristemas apicais estão protegidos no centro das rosetas, envoltos por várias camadas de folhas vivas. Mesmo indivíduos jovens, com a roseta e a camada de bainhas foliares em início de formação, sobrevivem à queima. Embora *Espeletia schultzii* dos Andes tenha o mesmo tipo de arquitetura de *P. polyanthus*, a mortalidade por fogo é alta e ocorre na estação seca, quando o caule ou o meristema apical são queimados (Smith 1981).

Para que um indivíduo de *P. polyanthus* floresça naturalmente ou após o fogo, é necessário que tenha atingido um tamanho mínimo (cerca de 5cm). A probabilidade de floração, pós-fogo, aumenta rapidamente com a altura. Embora as populações P1, P3 e P4 estivessem situadas em solos com diferentes declividades, coberturas de gramíneas (determinadas em parte por diferentes histórias de fogo) e provavelmente graus de aridez e fertilidade, elas definiram praticamente a mesma função que relaciona as probabilidades de floração com as alturas dos caules. Isto sugere que o tamanho (~idade) da planta é a principal característica que determina a floração de *P. polyanthus*. Entretanto, a discrepância observada na população P2, com relação às populações P1, P3 e P4, indica que outros fatores, além do tamanho, podem interferir na ocorrência de floração. Isso também se verifica em outras espécies, como *Daucus carota* (Apiaceae), onde se observou maior probabilidade de floração em solos revolvidos do que em

solos abandonados e em *Dipsacus sylvestris* (Dipsacaceae), na qual a floração era retardada em rosetas crescendo associadas a outras plantas (Gross 1981).

O aumento da produção de capítulos de *P. polyanthus* com o diâmetro das rosetas e com a altura dos caules sugere que, tanto a área fotossintética das rosetas quanto o tamanho das plantas, provavelmente determinando a capacidade de captação de recursos pelo sistema radicular e/ou o acúmulo de substâncias de reserva, influenciam na quantidade de investimento em reprodução.

Cada capítulo tem de 20 a 21 flores, sendo 5 ou 6 femininas, com capacidade para formar de 2 a 3 sementes. Assim, cada capítulo poderia potencialmente produzir de 10 a 12 sementes (P.T. Sano, com. pess.). Na população P4 observou-se de 1.3 a 10 sementes por capítulo. Considerando-se o número de flores femininas por capítulo e o número médio de sementes produzidas por flor, pode-se estimar que entre 7.3-13.1 e 55.6-100% das flores (que representaria algo entre 1887 e 56982 flores) dos indivíduos amostrados na população P4 produziram sementes. Cada indivíduo que floresce pode ser potencialmente substituído por outros milhares. Fica evidente a enorme taxa de mortalidade durante a transição semente-plântula.

A falta de correlação entre a produção de sementes e capítulos sugere que, caso a taxa de polinização aumente com as visitas de insetos, ou o número de insetos é limitado e portanto o aumento do número de capítulos não resulta em maior número de visitas, ou que plantas com maior número de capítulos não são mais atrativas¹⁰. De fato, raramente foram observados insetos sobre as inflorescências dos indivíduos em floração (no entanto, não foram feitas observações noturnas, que poderiam revelar a presença de outros possíveis agentes polinizadores). Como explicar então a alta produção de sementes observada em alguns indivíduos? Uma possibilidade é que *P. polyanthus* seja uma planta agamospérmica: as anteras amostradas de um indivíduo em floração não apresentavam grãos de pólen, embora não se possa descartar a possibilidade do pólen ter sido anteriormente removido (E. Franceschineli, com. pess.). Nesse caso, a produção de sementes provavelmente seria determinada pela quantidade de substâncias de reserva acumulada e/ou capacidade de captação de recursos pela planta, como sugere a correlação positiva entre o número de sementes e o tamanho dos indivíduos (veja também Crawley 1997).

¹⁰ Em *P. bromelioides*, que também ocorre na Serra do Cipó, as plantas com maior número de capítulos são mais visitadas por espécies de himenópteros (Figueira 1989).

Caso *P. polyanthus* seja realmente agamospérmica, pode-se supor que os indivíduos resultantes das florações induzidas por fogo deveriam ter a mesma variabilidade genética daqueles resultantes de florações naturais, exceto por mutações que eventualmente poderiam ser induzidas pelas altas temperaturas durante a queima (veja Vogl 1974). É possível também que o fogo induza alterações na morfologia de *P. polyanthus*, como as descritas por Sano (1997), que nesse caso, seriam provavelmente de origem somática.

Por outro lado, caso *P. polyanthus* tenha reprodução sexuada, é possível que a troca de genes entre indivíduos seja mais intensa durante as florações em massa, comparativamente às florações naturais, incrementando o potencial para futuras mudanças evolutivas.

Faltam informações sobre fluxo gênico e variabilidade genética dos indivíduos dentro e entre populações, com diferentes histórias de fogo.

Por ser uma planta semélpara cujo florescimento é induzido pela queima, a altura máxima atingida pelos caules em cada população fornece uma medida do tempo em que as mesmas permaneceram sem ser queimadas. A chance de floração pós-fogo de um indivíduo com 25cm de altura é de 99%. Isto indica que, com uma pequena margem de erro, nenhuma planta poderia ter altura superior a 25cm, na época de ocorrência do último incêndio. As estimativas de tempo mínimo sem a ocorrência de fogo nas populações P1, P3 e P4 foram feitas com a curva de crescimento projetada para a população P0. Além da grande margem de erro em torno das estimativas, o crescimento observado na população P0 pode não expressar as condições de crescimento encontradas nas outras populações: é possível que os ritmos de crescimento variem com o solo, frequência de exposição ao fogo, etc. Mesmo assim, os valores médios estimados são relativamente próximos aos observados, sugerindo que as curvas de crescimento são (e se mantêm) semelhantes no espaço e ao longo do tempo nessas populações.

O Fogo e as Oscilações Populacionais

Como a probabilidade de floração de *P. polyanthus* aumenta com o tamanho, a estrutura das populações, no momento em que ocorre o incêndio, determinará a fração da população que irá florescer e morrer. Por outro lado, a estrutura da população dependerá também da história do fogo no local. Populações que se desenvolvem por

longos períodos de tempo sem serem queimadas, deverão conter um alto percentual de indivíduos de grande porte, cujas probabilidades de floração são altas. A produção de sementes por estas populações será imensa, devido ao grande número de indivíduos de grande porte florindo (Tabela 2.3). Por outro lado, populações submetidas a regimes de fogo intenso, perderão constantemente indivíduos com elevadas probabilidades de floração. Essas populações serão compostas por grande número de indivíduos de pequeno porte (Tabela 2.3). A produção de sementes nessas populações será relativamente baixa. Em consequência disso, as populações que sofrem queimas frequentes deverão apresentar oscilações de pequena amplitude, enquanto as queimadas a intervalos longos de tempo deverão apresentar grandes oscilações. Por outro lado, um maior número de indivíduos florescendo significa maior liberação de sementes. No entanto, como as sementes de *P. polyanthus* são muito pequenas, devem ser facilmente carregadas pela enxurrada¹¹ (o mesmo devendo acontecer com os capítulos contendo as sementes), principalmente nos terrenos inclinados, onde algumas das populações se desenvolvem. Um outro problema que agravaria esta situação é que estas sementes não possuem nenhum mecanismo especial de dispersão. Sendo assim, a possibilidade de recolonização por sementes liberadas pelos indivíduos de outras populações (situadas algumas vezes a quilômetros de distância) deve ser reduzida. Nesse caso, as diferentes manchas de *P. polyanthus* não teriam dinâmicas metapopulacionais (veja Husband & Barrett 1996) e, portanto, seriam mais sujeitas à extinção.

Estes resultados sugerem que a ocorrência de incêndios, a intervalos de tempo relativamente curtos ou muito longos, poderiam ser desfavoráveis para as populações de *P. polyanthus* (veja capítulo 4). No entanto, isto só poderia ser comprovado com o monitoramento de populações no campo.

Como estratégia de manejo dessas populações, o uso controlado do fogo, a intervalos regulares, iria favorecer o recrutamento de novos indivíduos para a população, sem uma perda acentuada de adultos (veja também capítulo 4). Uma outra possibilidade seria a de incêndios parciais, mantendo as populações com indivíduos nas diferentes classes.

Os resultados acima indicam a existência de dois estágios distintos nas populações de *P. polyanthus*: o desestruturado (= recentemente queimado),

¹¹ Tipo de dispersão conhecido como ombrohidrocoria (J. Semir, com. pess.).

constituído por plantas com, no máximo, 30cm de altura e declínio entre classes de tamanho bastante abrupto; o estruturado (= não perturbado), constituído por plantas com até 90cm de altura e declínio suave. Estágios intermediários provavelmente representam diferentes etapas de reestruturação pós-floração em massa. Como exemplo do primeiro estágio, temos a população P4; do segundo, a população P0; da intermediária, a população P3 (antes da floração em massa). Dois estágios de estruturas populacionais são também observados nas florestas do pinheiro norte-americano *Pinus contorta*: parcelas que se recuperam de incêndios tem baixa representatividade de indivíduos jovens, comparativamente a parcelas não queimadas (Despain 1983). Uma situação oposta, isto é, parcelas não queimadas com poucos indivíduos jovens em relação às queimadas, também pode acontecer, como verificado em *Pinus clausa* (Parker *et al.* 1997). No cipreste australiano *Callitris intratropica*, há quatro estágios distintos, que resultam de diferentes combinações de frequências e intensidades dos incêndios (Price & Bowman 1994). Diferentes estágios, também relacionados a diferentes frequências de incêndios, são verificados em *Coccoloba cereifera* (Poligonaceae), espécie que forma clones na Serra do Cipó (Ribeiro 1997).

Embora a população P0 não apresentasse evidências de incêndios anteriores, é possível que ela seja, tal como na população P2, uma série de agrupamentos locais de plantas em diversos estágios de desenvolvimento, resultantes de diferentes eventos de dispersão e/ou diferentes e longos períodos pós-fogo. Em toda a região de amostragem era grande a variabilidade na cobertura vegetal, composta em grande parte por gramíneas, formando manchas altas e muito densas, em meio a campos baixos. Dado a imprevisibilidade temporal e espacial na ocorrência de incêndios na região, é provável que as populações de *P. polyanthus* dificilmente atinjam, no presente, uma estrutura estacionária. Isto deve caracterizar populações sujeitas a perturbações periódicas, como ocorre em *Pinus palustris* (Platt *et al.* 1988).

As mudanças de densidade que ocorrem pós-florações em massa, não devem ser vistas somente como mudanças no número de indivíduos, uma vez que os indivíduos perdidos pós-floração são geralmente de grande porte, relativamente aos sobreviventes não reprodutivos. Provavelmente ocorrerá uma série de mudanças no ambiente ao redor das plantas, que terão efeito a intervalos crescentes de tempo. Inicialmente, haverá uma menor disputa por água e/ou nutrientes e maior disponibilidade de luz a nível do solo. Ao longo do tempo, a decomposição da planta

irá liberar nutrientes para o solo. Finalmente, a decomposição final da parte subterrânea irá liberar espaço para o desenvolvimento de novos indivíduos. O aumento observado no grau de agregação, resultou da eliminação dos indivíduos de médio e grande porte, que se encontravam mais dispersos na população, em relação aos sobreviventes de pequeno porte que não floresceram.

Por que *P. polyanthus* é Semélpara?

A semelparidade, associada a grande longevidade, foi descrita em pelo menos 20 famílias de plantas (Tabela 1 em Young & Augspurger 1991) e, aparentemente, é aqui descrita, pela primeira vez, em uma Eriocaulácea. Plantas semélparas, com grande longevidade, podem ser divididas em duas grandes categorias. A primeira é composta por espécies lenhosas, bastante ramificadas, com reprodução altamente sincronizada e ocorrendo em habitats méxicos. A segunda, por plantas de roseta, sem ramificações, com inflorescências terminais, ocorrendo em desertos, áreas sub-alpinas, tropicais-alpinas, pântanos ou em posições epifíticas (Young & Augspurger 1991).

Paepalanthus polyanthus se encaixa na segunda categoria. Como acontece em outras plantas de roseta caulescente, *P. polyanthus* tem também um equivalente iteróparo: *P. robustus*. Essas duas plantas são aparentemente indistinguíveis em estágio vegetativo. No entanto, *P. robustus* produz poucas inflorescências, comparativamente a *P. polyanthus*, que saem radialmente com relação ao eixo da planta, o que lhe permite ter vários eventos reprodutivos. Indivíduos de *P. robustus* são encontrados esporadicamente dentro das manchas de *P. polyanthus*.

Para explicar a evolução da semelparidade em plantas, foram propostos três tipos básicos de modelos: os de risco, os modelos de esforço reprodutivo e os demográficos (Young & Augspurger 1991). A idéia dos modelos de risco é que, se a reprodução for restrita a um único episódio, a chance de sucesso seria maior em ambientes mais previsíveis. No entanto, muitas plantas semélparas, e não as iteróparas, são achadas em ambientes imprevisíveis. Os modelos de esforço reprodutivo sugerem que a seleção para aumento do esforço reprodutivo, quando acompanhada pelo aumento do sucesso reprodutivo, levaria à evolução da semelparidade. Embora comparações entre plantas semélparas e iteróparas corroborem esta idéia, falta ainda identificar possíveis mecanismos que levariam ao aumento do esforço reprodutivo. Os modelos demográficos prevêem que a semelparidade deveria ser favorecida em ambientes nos quais a possibilidade de eventos reprodutivos repetidos seja cada vez

mais improvável. Um desses modelos (Young 1990) foi capaz de prever corretamente a fronteira física que separa atualmente as espécies semélpara e iterópara de plantas do gênero *Lobelia*. Nesse caso, com o aumento da aridez do solo, diminuem as chances de sobrevivência futura e aumenta o período entre eventos reprodutivos, favorecendo cada vez mais a semelparidade.

Poderia a semelparidade em *P. polyanthus* ter evoluído em função do fogo e/ou de especificidade de solo? Aparentemente, grande parte dos indivíduos de uma população de *P. polyanthus* irá morrer sem se reproduzir. Por que taxas tão reduzidas de reprodução natural e, por outro lado, por que taxas tão elevadas após os incêndios? Em florestas de pinheiros do gênero *Abies*, nos Estados Unidos e no Japão, o recrutamento de novos indivíduos ocorre cíclica e previsivelmente. Há uma “janela de favorecimento” aberta no tempo e no espaço, após a mortalidade antecipada dos adultos e que precede a mortalidade em massa que seria causada por ventos. A convergência da idade à primeira reprodução com a idade onde se concentra a mortalidade levaria à evolução da semelparidade, sendo possível, neste caso, devido à previsibilidade do distúrbio (Silvertown 1996).

Na Serra do Cipó, os incêndios são distúrbios imprevisíveis no tempo e no espaço. No entanto, a despeito desta imprevisibilidade, eles possivelmente tornam o ambiente temporariamente mais favorável ao estabelecimento de *P. polyanthus*, eliminando por algum tempo a densa cobertura de gramíneas e liberando nutrientes para o solo. Nesse caso, o fogo pode ter favorecido a evolução da semelparidade, que estaria ligada também a grande longevidade: os indivíduos deveriam sobreviver, muitas vezes por um longo período de tempo, até a ocorrência de um incêndio. Nessa ocasião, um único e concentrado esforço reprodutivo seria vantajoso. Isto estaria também de acordo com o modelo de otimização proposto por Cohen (1967), que prediz que os organismos deveriam responder a eventos específicos do ambiente, que resultarão em condições mais favoráveis para a sobrevivência e o crescimento futuros. Chama a atenção o fato de pouquíssimos indivíduos de *P. robustus* ocorrerem nas manchas de *P. polyanthus*, sugerindo que a estratégia iterópara pode estar sendo desfavorecida nestes locais (não se pode descartar, porém, a possibilidade de diferentes especificidades de solo).

Se assim for, a evolução da semelparidade em *P. polyanthus* estaria de acordo com o previsto no modelo demográfico, embora os pressupostos do modelo do

esforço reprodutivo não tenham sido analisados. Por outro lado, o modelo de risco seria o menos provável. A discussão sobre o que teria levado à evolução da semelparidade em *P. polyanthus* terá mais sentido, quando se puder comparar dados da demografia desta planta, com a de *P. robustus*.

Paepalanthus polyanthus ocorre em manchas de solo espacialmente bem delimitadas, sugerindo especificidade por recursos que poderiam afetar, tanto a germinação das sementes, quanto a sobrevivência e/ou desenvolvimento posterior das plântulas (no entanto, segundo Moldenke & Smith 1976, as variedades de *P. polyanthus* tem um amplo limite de tolerância, com relação a diferentes tipos de solo). Por outro lado, essa distribuição bem delimitada deve resultar também da limitada capacidade de dispersão das sementes, que irão se desenvolver agrupadamente, próximas ao local onde se situava a planta mãe (veja também Sano 1996), gerando altas densidades locais de indivíduos e restringindo a distribuição da população como um todo (capítulo 5). Uma baixa capacidade de dispersão poderia estar associada ao fato de que há locais favoráveis nas proximidades da planta mãe, inibindo a evolução de mecanismos de dispersão (Symonides 1988). Isso talvez pudesse explicar também a agamospermia, que terminaria por fixar um genótipo extremamente adaptado às condições locais (veja Richards 1986). Segundo Magalhães (1966), a vegetação dos campos rupestres é formada em parte por espécies endêmicas, selecionadas pelo clima e especialmente pelos solos.

A semelparidade em *P. polyanthus* pode ser também uma estratégia de redução da competição por água, nutrientes e espaço: após a morte, a decomposição da planta mãe devolveria lentamente os nutrientes para o solo, que poderiam ser usados pelas plântulas em desenvolvimento. Isto seria vantajoso, especialmente em solos com baixa disponibilidade de água e nutrientes, como os das manchas onde essa planta ocorre. Similarmente, a redução da longevidade em *Espeletia schultzii* (Compositae), pode ter evoluído como resposta à limitada capacidade de dispersão, intensificando a competição entre as plantas parentais e seus descendentes (Smith 1984). É possível que na árvore tropical *Tachigalia versicolor* (Leguminosae), a evolução da semelparidade esteja ligada a sobrevivência da progênie, favorecida pela clareira aberta com a morte e queda da planta mãe (Foster 1977).

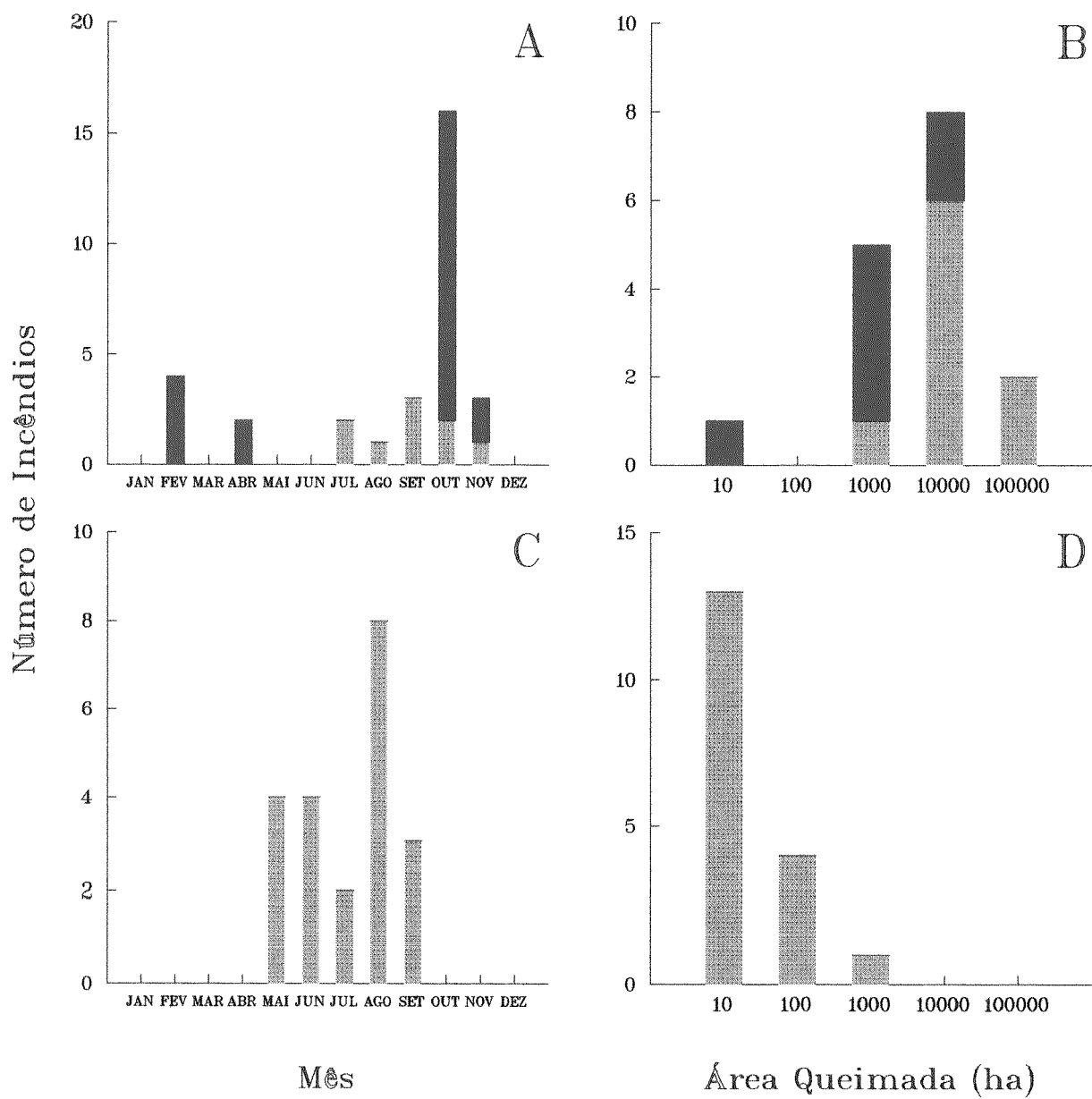


Figura 2.1. Incidência de incêndios e extensões queimadas nos Parques Nacionais da Serra da Canastra (1992 a 1994) (A) e Serra do Cipó (1992) (B). Barras azuis indicam incêndios provocados por raios; barras cinza, incêndios de origem antrópica.

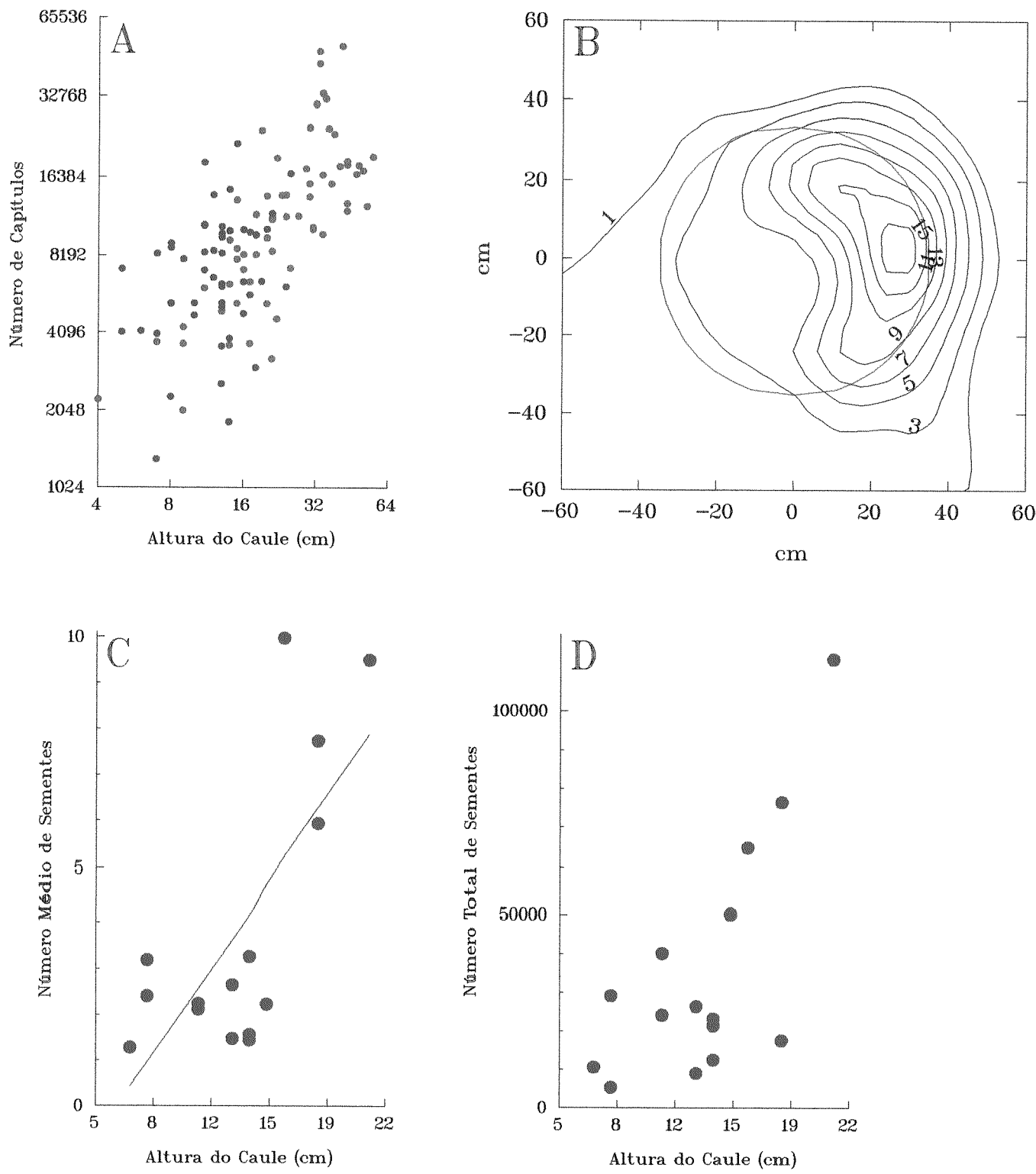


Figura 2.2 A) Comparação da produção de capítulos entre as populações P1 (símbolos vermelhos) e P4 (símbolos azuis); B) Dispersão dos capítulos ao redor do caule de um dos indivíduos da população P2 - o círculo delimita a borda da roseta; C) Número médio de sementes e D) número total de sementes produzidas por indivíduos da população P4.

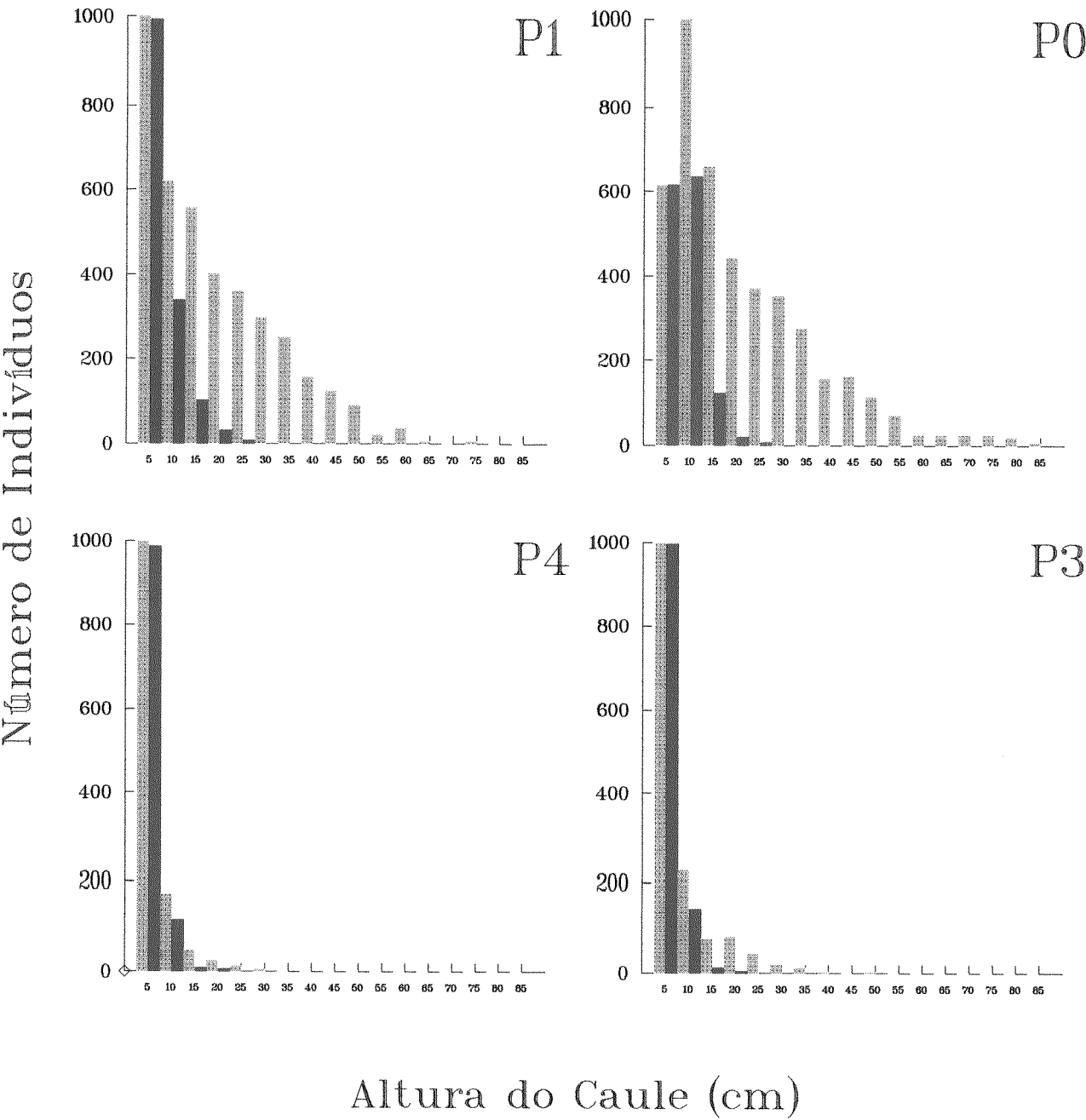


Figura 2.3. Estruturas das populações de *P. polyanthus* antes (barras cinzas) e após as florações em massa induzidas por fogo (barras azuis). A estrutura pós-floração em massa foi projetada na população P0 (barras vermelhas).

Capítulo 3

O PROGRAMA SEMENTES

Resumo

O programa SEMENTES é um modelo baseado em indivíduos, desenvolvido para projetar a dinâmica espacial e temporal das populações de *P. polyanthus*. No entanto, ele pode ser usado para projetar a dinâmica de outras espécies, com diferentes histórias de vida.

Ele é estruturado na forma de compartimentos que podem se interconectar, contendo equações que descrevem as propriedades demográficas dos indivíduos, em função de seus tamanhos, e equações que descrevem modificações nessas propriedades demográficas, em função de variações no ambiente físico, provocadas por fogo, diferenças nutricionais no solo, competição, etc. A dinâmica da planta e os padrões espaciais são projetados, em intervalos regulares de tempo, de modo que a estrutura da população e a localização de seus indivíduos constituintes, a cada iteração, irá determinar a estrutura e a localização dos indivíduos na iteração seguinte.

A cada iteração, o SEMENTES desenha a estrutura da população e um mapa com a localização e tamanho dos indivíduos. Ele também fornece, dentre outras coisas, a taxa de crescimento da população, seu grau de assimetria e estatísticas referentes ao padrão espacial. A dinâmica temporal é projetada no final da simulação.

Palavras-Chave: modelo baseado em indivíduos, parâmetros demográficos, estocasticidade, projeção espacial, dinâmica de populações.

Introdução

Diferentes histórias de vida refletem a ação da seleção natural nos parâmetros demográficos que afetam a reprodução e a sobrevivência dos organismos, evoluídos sob diferentes pressões ambientais (Southwood 1981, Stearns 1993). As diversas combinações possíveis desses parâmetros influenciam as dinâmicas populacionais dos organismos, cuja infinita variedade pode ser imitada pelos modelos matemáticos (Southwood 1981).

Dentre esses modelos, os diferenciais e os de crescimento discreto consideram que todos os indivíduos de uma população têm as mesmas propriedades demográficas. Além disso, os modelos discretos podem não considerar a ocorrência da sobreposição de gerações. Tais modelos são mais adequados para simular a dinâmica de populações não estruturadas, embora possam ser *ajustados* para descrever a dinâmica de organismos mais complexos (ver Begon & Mortimer 1987, May 1981). Por outro lado, estas limitações não existem nos modelos matriciais.

Os modelos matriciais pertencem à classe de modelos discretos que, além de considerar a sobreposição de gerações, atribuem propriedades demográficas diferenciadas a indivíduos de diferentes idades, tamanhos ou estádios de vida (ver Hughes 1984, Lefkovitch 1965, Leslie 1945, Werner & Caswell 1977). Esses modelos têm sido usados para prever a estrutura estável de populações, estimar suas taxas de crescimento, as variações no tamanho destas em resposta a modificações nas taxas de sobrevivência e fecundidade dos indivíduos, simulações da dinâmica temporal e comparação de histórias de vida (Conley 1980, Groenendaal & Caswell 1988, Hartshorn 1975, Hughes 1984, Kingsolver 1986, Werner & Caswell 1977). Além disso, podem simular as respostas de populações a perturbações ambientais, interações predador-presa e competição (Groenendaal & Caswell 1988, Hughes 1984, Pennycuik *et al.* 1968, Silva *et al.* 1991). Em conservação e manejo podem orientar a exploração sustentada de recursos naturais, estimar probabilidades de extinção e tamanhos de populações mínimas viáveis (Knight & Eberhardt 1985, Menges 1992, Olmsted & Alvarez-Buylla 1995, Usher 1969).

A base desses modelos é uma “matriz de transição” ou “matriz de projeção” que governa as probabilidades dos indivíduos mudarem de cada classe de idade (tamanhos ou estádios de vida) no tempo t para as classes de idade no tempo $t+1$. Essa matriz é construída com as estimativas das fecundidades e das probabilidades de

transição entre as diferentes classes, obtidas por meio de tabelas de vida (Begon & Mortimer 1987, Hartshorn 1975, Hughes 1984, Law 1983, Lefkovitch 1965, Ricklefs 1990, Werner & Caswell 1977). Valores situados em diferentes regiões da matriz de transição podem representar fenômenos distintos (como crescimento, “looping” ou fragmentação) que causam a transição entre as classes e também o recrutamento de novos indivíduos na população (Harcombe 1987, Hartshorn 1975, Hughes 1984). A possibilidade do uso de equações obtidas por meio de ajustes estatísticos que expressam a variação desses parâmetros, em resposta a mudanças no ambiente físico e biótico, torna esses modelos ainda mais versáteis (ver Begon & Mortimer 1987, Price & Bowman 1994).

No entanto, esses modelos não consideram a variabilidade que existe a nível de indivíduo, bem como os mecanismos que governam suas interações, e que é perdida quando estes são agrupados em estádios. Agrupar muitos indivíduos em estádios é pressupor que eles podem ser descritos por uma única variável, violando o princípio de que cada indivíduo de uma população é diferente dos demais e que as interações entre indivíduos ocorrem localmente (Huston *et al.* 1988). Como exemplo, pode-se citar as funções dependentes de densidade que são incorporadas ao modelo matricial de *Poa annua* (veja Begon *et al.* 1996, pp. 72 a 74). Essas funções reduzem as fecundidades e probabilidades de sobrevivência dos indivíduos em função do número total de indivíduos da população. Isso implica que qualquer indivíduo afeta igualmente todos os demais. O modelo não leva em consideração as distâncias entre indivíduos nem seus respectivos estádios, que determinarão a possibilidade da ocorrência e a intensidade da interação. Essas limitações são contornadas pelos modelos “baseados em indivíduos”.

O desenvolvimento dos modelos baseados em indivíduos acompanhou o aumento da capacidade de processamento dos computadores, que permitiu seguir o destino de cada indivíduo de uma população *separadamente*. Em consequência disso, estes modelos adquiriam um grau de realismo ainda maior, possibilitando investigar questões que dificilmente (ou que não poderiam) ser investigadas usando modelos matriciais (Huston *et al.* 1988). Por outro lado, não se pode fazer com os mesmos as análises de sensibilidade e elasticidade, da mesma forma que nos modelos matriciais (veja Groenendaal *et al.* 1988), sendo necessário um processo mais trabalhoso (veja Tongeren & Prentice 1986).

O princípio dos modelos baseados em indivíduos é o de que características biológicas distintas podem estar associadas à idade, tamanho ou estágio *de cada indivíduo* de uma população. Uma importante característica dos mesmos é a estocasticidade demográfica, embutida nos cálculos dos fenômenos populacionais, e a possibilidade de interações espaciais entre os indivíduos, mediadas por modificações diretas ou indiretas por eles induzidas (veja Busing 1991). Por isso, os processos e mecanismos que ocorrem a nível de indivíduos se propagam através de “feedbacks”, gerando padrões complexos em escalas cada vez maiores. Esses modelos, e algumas de suas variações mais recentes, como os autômatos celulares, têm sido utilizados para simular a dinâmica de populações isoladas (Huston & DeAngelis 1987, Sato & Iwasa 1993), comunidades simples constituídas por poucas espécies (Bradstock *et al.* 1996, Jeltsch *et al.* 1996, Tongeren & Prentice 1986), comunidades relativamente complexas (Busing 1991, 1995, Huston & Smith 1987) e finalmente ecossistemas (Pastor & Post 1988). As abordagens são também as mais diversas: estudos do forrageamento de aves em bandos-mixtos (Thompson *et al.* 1974), variabilidade espacial e temporal na ocorrência de incêndios e a persistência de populações de plantas (Bradstock *et al.* 1996), coexistência de espécies e formação de padrões espaciais em comunidades vegetais simples (Hochberg *et al.* 1994, Jeltsch *et al.* 1996, Jeltsch *et al.* 1997, Wiegand 1995).

Operando e ligando esses diferentes níveis de organização, numa ampla variedade de situações, estes modelos mostram seu enorme potencial, ajudando a compreender a formação de padrões, sendo capazes de repeti-los e de fazer previsões (veja Huston *et al.* 1988).

Os dados obtidos em campo nas diferentes populações de *P. polyanthus*, permitiram, entre outras coisas, reconstruir a provável história da população P2, a evolução do padrão espacial mediado por competição, a possibilidade de um incêndio anterior ao ocorrido em 1995 atingindo-a parcialmente e fazer suposições quanto ao provável destino das população queimadas com diferentes periodicidades. No entanto, todas as suposições foram baseadas em dados fragmentados no tempo e no espaço. As simulações, por outro lado, permitem verificar a modificação dos diferentes padrões e das dinâmicas populacionais continuamente no tempo. Nesse caso, poderiam padrões espaciais semelhantes aos observados na população P2 ser gerados por simulação? Eles seriam consistentes com as suposições deste trabalho? E o que indicam as

simulações sobre as dinâmicas populacionais, quando o fogo varia no espaço e no tempo?

O programa SEMENTES é um modelo baseado em indivíduos que foi desenvolvido para simular a dinâmica de populações de *P. polyanthus*. Desde sua criação em 1993 até o presente momento, ele tem sido constantemente aperfeiçoado e usado para simular a dinâmica de populações de *P. polyanthus* com diferentes histórias. A informação contida nessas simulações tem ajudado a compreender melhor vários padrões observados em campo. Ao serem simulados incêndios com diferentes periodicidades, substituímos os dados de campo, que dificilmente poderíamos obter, pelos dados gerados com base nos pressupostos que estruturam o programa. Nesse caso, se o programa estiver devidamente (ou relativamente) estruturado e calibrado, espera-se algum grau de acerto, pelo menos em termos qualitativos.

Descrição do Programa

O programa SEMENTES (Fig. 3.1) foi desenvolvido em linguagem BASIC, tentando incorporar as características biológicas verificadas em *P. polyanthus*. No entanto, sua flexibilidade permite a simulação da dinâmica de plantas com as mais diversas histórias de vida, sob diferentes condições.

O SEMENTES simula a dinâmica de uma população de plantas, em intervalos de tempo sucessivos, considerando *cada indivíduo separadamente*, e atribuindo capacidades reprodutivas, probabilidades de reprodução e sobrevivência diferenciadas, de acordo com seus tamanhos. Isso permite simular estocasticidade demográfica e projetar as localizações dos indivíduos, tornando possível simular interações locais entre os mesmos, inclusive considerando a heterogeneidade espacial na distribuição de recursos. Os parâmetros demográficos podem ser alterados no tempo ou no espaço, simulando estocasticidade ambiental. A estrutura de tamanhos e a distribuição espacial dos indivíduos é mostrada a cada iteração. Semelparidade, iteroparidade e demandas conflitantes (trade-offs) podem também ser consideradas. As características da população (estrutura e padrão espacial) e processos atuantes (interações), em cada etapa da simulação, determinarão as características da etapa seguinte.

Funcionamento e Operação do Programa

Algumas opções do programa SEMENTES podem ser alteradas através de um menu, enquanto outras devem ser feitas no programa. Para não tendenciar os padrões espaciais durante a simulação, a distribuição espacial dos indivíduos, no início da simulação, é feita aleatoriamente. Indivíduos maiores têm rosetas maiores, representadas pelo tamanho dos círculos, inseridas em caules mais altos, representados pelo tamanho das hastes, produzem maior número de sementes, que são liberadas a maiores distâncias. A taxa de crescimento dos indivíduos, a produção de sementes e as probabilidades de sobrevivência podem ser alteradas ao longo do tempo, em função de modificações na densidade local e tamanho dos indivíduos. Abaixo são listadas as variáveis e parâmetros populacionais do programa e seus respectivos significados:

h(a): altura do indivíduo “a” da população;

x(a), y(a): coordenadas espaciais do indivíduo “a”;

sobr: probabilidade de sobrevivência do indivíduo “a”;

flornat: probabilidade de floração natural do indivíduo “a”;

florfogo: probabilidade de floração do indivíduo “a” após a queima;

ns(r): número de sementes depositadas a uma distância “r” do indivíduo “a”;

k: taxa de decréscimo do número de sementes com a distância do indivíduo “a”;

ps(a): produção de sementes do indivíduo “a”;

ss(v): tamanho da semente “v” produzida pelo indivíduo “a”;

rviz: raio de influência do indivíduo “a” (em unidades de h(a));

nviz: número de vizinhos do indivíduo “a”;

fogo: comando que dispara a floração em massa da população;

ciclos: é uma variável cíclica (para simular variações nos parâmetros, como as devido às estações do ano).

A seguir as equações usadas no programa e algumas de suas potencialidades são listadas (juntamente com as linhas de programação correspondentes a cada uma delas) e exemplificadas:

- *Probabilidade de sobrevivência*: pode variar com o tamanho dos indivíduos. No exemplo abaixo, a mortalidade é maior para indivíduos com altura menor que 3cm:

$$\text{Prob. Sobrevivência (t+1)} = \begin{cases} 0.900, & \text{se altura (t+1)} < 3 \\ 0.968 - 0.003 \text{ altura (t+1)}, & \text{se altura} \geq 3 \text{ cm (cap. 1)} \end{cases}$$

$$[\text{sobr} = 0.968 - 0.003 * h(a); \text{ IF } h(a) < 3 \text{ THEN } \text{sobr} = .9]$$

Nesta equação, “sobr” calcula a probabilidade de sobrevivência de cada indivíduo focal “a”. A variável “mm” sorteia quais destas plantas deverão sobreviver com probabilidade “sobr”:

mm é um número sorteado entre 0 e 1.0

se mm > Prob. Sobrevivência (t+1), a planta é eliminada da população

$$[\text{mm} = \text{RND}(1); \text{ IF } \text{mm} > \text{sobr} \text{ THEN } h(a) = 0]$$

- *Curva de crescimento*: é gerada à partir da função que calcula o tamanho dos indivíduos no tempo t+1 a partir de seus tamanhos no tempo t.

$$\text{altura}(t+1) = 1.493 \text{ altura (t)}^{0.944} \text{ (cap. 1)}$$

$$[h(a) = 1.493 * h(a)^{0.944}]$$

- *Probabilidade de floração natural*: varia com o tamanho dos indivíduos e, no exemplo abaixo, obedeceu a uma função semilogarítmica:

$$\text{Prob. Floração Natural (t+1)} = e^{0.038 \text{ altura (t+1)} - 4.755} \text{ (cap. 1)}$$

$$[\text{flornat} = 2.72 ^{(.038 * h(a) - 4.755)}]$$

Nesta equação, “flornat” calcula a probabilidade de uma planta de tamanho h(a) > 5cm florir.

- *Probabilidade de floração pós-incêndios*: no exemplo abaixo, seguiu uma curva sigmóide:

$$\text{Prob. Floração Pós-Fogo (t+1)} = (1 - e^{-0.314 \text{ altura (t+1)}})^{22.73} \text{ (cap. 2)}$$

$$[\text{florfogo} = (1 - \text{EXP}(-.314 * h(a)))^{22.73}]$$

Nesta equação, “florfogo” calcula a probabilidade de uma planta de tamanho h(a) florir. As plantas que irão florir com probabilidades flornat e florfogo serão sorteadas e aparecerão em cores vermelhas durante a liberação das sementes.

Produção de sementes: as plantas produzem sementes (cores amarelas) de acordo com seus tamanhos (h(a)). No exemplo abaixo, a queda de sementes obedece uma curva exponencial negativa, isto é, o número de sementes diminui com a distância (r) da planta mãe:

$$\text{sementes (t+1, r)} = 0.23 (\text{altura (t+1)})^{0.8} e^{-kr} \text{ (ajuste empírico)}$$

$$[\text{ns}(r) = \text{INT}((.23 * h(a)^{.8} * \text{EXP}(-k * r) + .5))]$$

A direção da queda é aleatória: w é um ângulo sorteado entre 0 e $360^\circ (= 2\pi \text{ radianos} \approx 6.3)$; as coordenadas da semente, $x(j)$ e $y(j)$ dependerão das coordenadas da planta mãe, $x(a)$ e $y(a)$ e de sua altura $h(a)$, mas serão depositadas a sua volta à distância r e no ângulo w :

$$[w = 6.3 * \text{RND}(1)]$$

$$[x(j) = x(a) + (r + h(a)) * \text{COS}(w); y(j) = y(a) + (r + h(a)) * \text{SIN}(w)]$$

A quantidade total de sementes produzidas por planta (armazenada na variável $ps(a)$) e a taxa de decréscimo do número de sementes com a distância (k) podem ser alteradas através do menu inicial (as variáveis aleatórias $vr1$ e $vr2$ alteram ligeiramente o número e a distância de lançamento das sementes). O tamanho das sementes pode ser uniforme ou ter distribuição normal.

- *Semelparidade e iteroparidade*: após a floração as plantas podem morrer, simulando semelparidade ou continuar vivas, simulando iteroparidade (opção do menu inicial).

- *Demandas conflitantes* (trade-offs): podem também ser simuladas em plantas iteróparas (a semelparidade é um caso extremo de demanda conflitante). Assim, o esforço reprodutivo no tempo t poderia comprometer o crescimento futuro das plantas:

$$\text{altura}(t+1) = 1.493 \text{ altura}(t)^{0.944} - 0.001 \text{ sementes}(t) \text{ (exemplo)}$$

$$[h(a) = 1.493 * h(a)^{0.944} - .001 * ps(a)]$$

Nesse exemplo, cada semente produzida no período anterior $ps(a)$ reduz o crescimento da planta em 0.001 unidades.

- *Eventos que variam espacialmente*: podem ser simuladas situações em que os eventos populacionais variam espacialmente, como por exemplo, a produção diferenciada de sementes devido à heterogeneidade do solo:

$$\text{se } x(a) < 125 \text{ então sementes}(t+1, r) = 0.5 \text{ sementes}(t+1, r) \text{ (exemplo)}$$

$$[\text{IF } x(a) < 125 \text{ THEN } ns(r) = 0.50 * ns(r)]$$

(neste caso, a produção de sementes pelas plantas situadas em $x(a) < 125$ será aproximadamente a metade da produzida por outras plantas de mesma altura, em outros locais) ou um incêndio que atinja somente parte da população:

$$\text{se } x(a) > 480 \text{ então as plantas irão florescer}$$

$$[\text{IF } x(a) > 480 \text{ THEN } r\$ = \text{"fogo"} \text{ ELSE } r\$ = \text{" "}]$$

- *Varição de parâmetros pós-incêndios*: o contador tfogo registra o número de iterações que ocorrem pós-incêndios:

Se ocorre fogo então a cada iteração contador = contador + 1

[IF r\$ = "fogo" THEN tfogo = 0 ELSE tfogo = tfogo + 1]

Isso permite, por exemplo, simular variações nos parâmetros populacionais em resposta às mudanças no ambiente ao redor de cada indivíduo. No exemplo abaixo, a probabilidade de sobrevivência das plântulas diminui com o tempo, em decorrência da competição crescente com as gramíneas:

Se altura (t+1) < 3 então Prob. Sobrevivência = 0.90 - 0.02 * tempo pós-fogo

[IF h(a) < 3 THEN sobr = 0.90 - 0.02 * tfogo]

- *Interações locais entre plantas*: podem ser simuladas por meio da sub-rotina VIZINHOS, que faz o cálculo da distância de cada planta focal a todos os outros indivíduos da população (dviz). Essas distâncias são então comparadas com os raios de influência de cada vizinho (rviz) (que são proporcionais a suas alturas - definido no menu inicial). É feita então a contagem do número (nviz) e computado o tamanho dos vizinhos (h(v)) cujas distâncias à planta focal são menores que seus raios de influência.

Raio de Influência do vizinho (v, t) $\propto$ altura do vizinho (v, t)

distância do vizinho (v, t) à planta focal (a, t) = $\sqrt{[(x(a) - x(v))^2 + (y(a) - y(v))^2]}$

se o Raio de Influência do vizinho (v, t) $\geq$ distância do vizinho (v, t) à planta focal (a, t) então o vizinho é contado (influenciará a planta focal)

[rviz = h(v) * raioviz]

[dviz = SQR((x(a) - x(v)) ^ 2 + (y(a) - y(v)) ^ 2)]

[IF dviz <= rviz THEN nviz = nviz + 1]

Desse modo, a interferência entre plantas pode ser simulada, através de funções que alteram o crescimento e/ou a sobrevivência e/ou a produção de sementes, em função da densidade (veja Silander & Pacala 1985) e/ou tamanho dos vizinhos (simulando competição assimétrica - veja Huston & DeAngelis 1987). No exemplo abaixo, cada vizinho reduz o crescimento da planta focal em 0.02 unidades de crescimento:

altura(t+1) = 1.493 altura(t)^{0.944} - 0.02 vizinhos (t)

[h(a) = 1.493 * h(a) ^ 0.944 - .02 * nviz]

Nesse outro, após um incêndio, os indivíduos focais morrem quando o número de vizinhos é maior que doze. Neste caso, a mortalidade seria dependente da densidade, que determinaria a quantidade de combustível para a queima:

Se ocorre fogo e número de vizinhos (t) for maior que 12 então

Prob. Sobrevivência (t+1) = 0

[IF r\$ = "fogo" and nviz > 12 THEN sobr = 0]

- *Saídas gráficas e numéricas*: a cada iteração é mostrada a distribuição espacial dos indivíduos (o tamanho dos círculos é proporcional à altura das plantas), a densidade (dens) medida no interior de um retângulo de $10 \times 2\text{m}^2$, a estrutura da população (logaritmo do número de indivíduos agrupados em classes de tamanho iguais a 10cm), juntamente com o número total de indivíduos, número de indivíduos florescendo e a taxa geométrica de crescimento populacional (λ). Quando for solicitada a interferência entre plantas, são também calculados o índice de agregação de Clark & Evans (1954), "R", o valor "Z" correspondente (veja capítulo 5), os coeficientes de correlação de Pearson "r", tamanho x distância e tamanho-tamanho (sub-rotina PEARSON) e o coeficiente de Gini ⁹, que mede o grau de assimetria na estrutura da população (veja Bonan 1988). No final da simulação pode-se ter uma idéia da variação da estrutura da população ao longo do tempo: é apresentada uma tabela com as frequências mínima, média e máxima, de indivíduos em cada classe de altura, juntamente com os desvios-padrões correspondentes. Isto permite verificar, por exemplo, se a estrutura da população convergiu para uma estrutura estacionária.

Além destes, o programa SEMENTES possui outros tipos de saídas gráficas: uma visão aérea da população em "zoom" ou em perspectiva (digitando-se "z" ou "v" após ser mostrada a distribuição espacial dos indivíduos) (no caso da visão em perspectiva, será obedecida a relação alométrica existente entre diâmetro da roseta e altura do caule), e a estrutura da população mostrada através de frequências (digitando-se "fr" após ser mostrada a estrutura da população). Por fim, ao final da simulação, é projetado um gráfico da dinâmica da população ao longo do tempo. Neste gráfico a dinâmica dos indivíduos em cada classe de tamanho (ou estágio) é mostrada

⁹ $G = \frac{\sum_i \sum_j |x_i - x_j|}{2n(n-1)x}$, onde x_i e x_j são os tamanhos das plantas i e j ; n é o número de indivíduos da população. G varia entre 0 (todos indivíduos com tamanhos iguais) a 1.0 (tamanhos desiguais).

separadamente (cores diferentes). O SEMENTES pode ser rodado em modo programado ou passo-a-passo. Neste último modo a vantagem é que se pode imprimir o mapa da população, quando desejado.

Como o programa foi desenvolvido durante muito tempo, possui alguns comandos e rotinas repetidas (como a que gera graficamente a estrutura da população), que poderiam ser reduzidas. Certamente ele ainda não está terminado e provavelmente ainda contém alguns erros. Devido a sua estrutura relativamente simples, o SEMENTES pode ser facilmente aprendido e aperfeiçoado.

As rotinas para calcular valores máximos e mínimos do gráfico, para gerar a distribuição normal de tamanhos de sementes e o desenho do histograma foram tiradas de Cooke *et al.* (1982).

Dinâmica de Comunidades Vegetais com o SEMENTES

O SEMENTES pode ser modificado para simular a dinâmica de comunidades vegetais (ou de outros organismos sésseis). Para isto, basta indexar, para um conjunto de espécies, cada uma das equações e/ou seus respectivos parâmetros populacionais. Por exemplo, a equação de floração induzida por fogo poderia ser indexada da seguinte forma:

$$\text{florfogo}(u) = (1 - \text{EXP}(-A(u) * h(u, a))) ^ B(u)$$

onde as variáveis $A(u)$ e $B(u)$ são os coeficientes da equação de probabilidade de floração da espécie u ; $h(u, a)$ é a altura do indivíduo “a” da espécie “u”.

Aperfeiçoado, ele poderia ser uma alternativa para quem não disponha de programas tais como o FOREST, SPACE e outros (veja exemplos destes programas em Busing 1991, 1995, Green 1989, Tongeren & Prentice 1988, Wiegand *et al.* 1995).

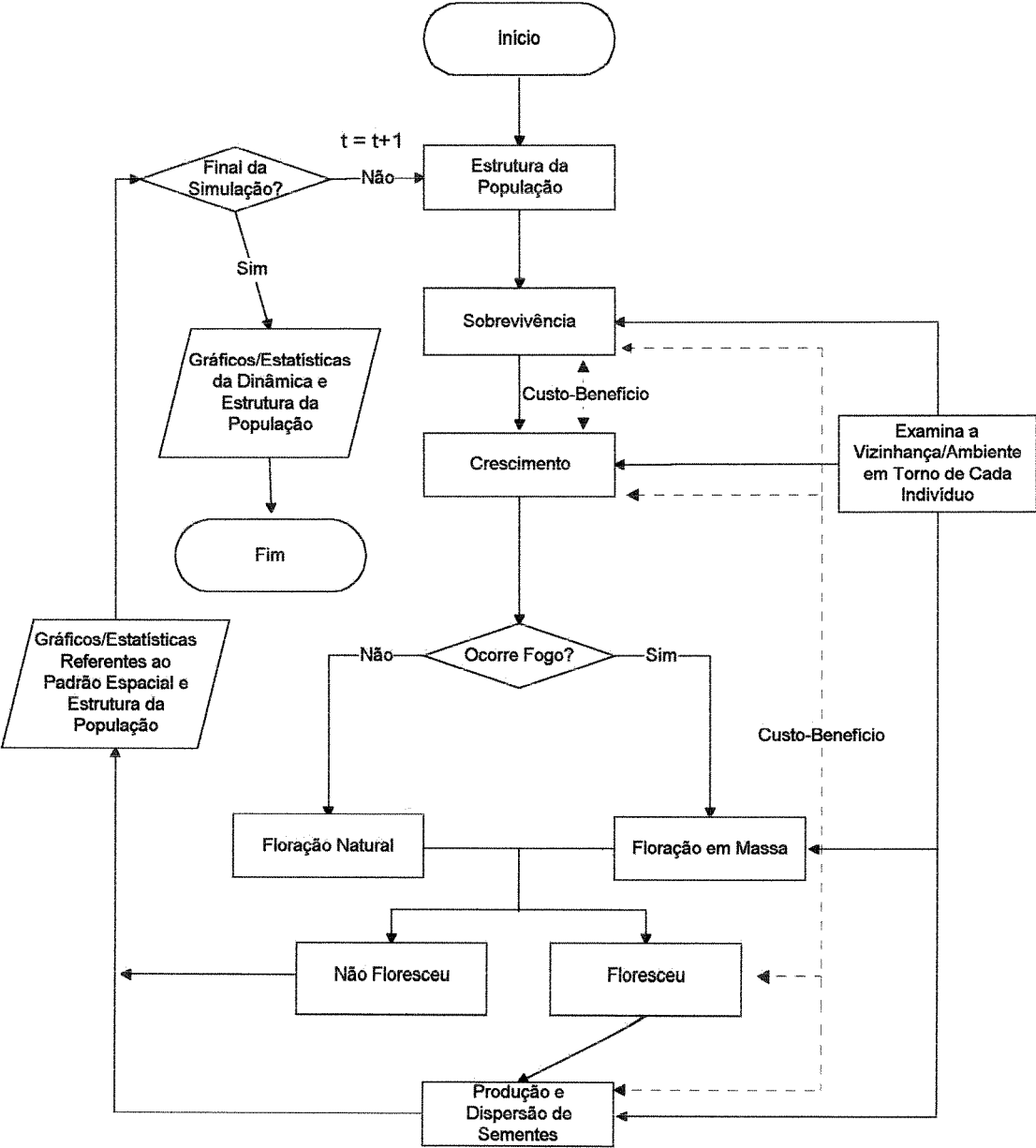


Figura 3.1. Estrutura do programa SEMENTES.

Capítulo 4

SIMULAÇÕES DA DINÂMICA TEMPORAL DE *P. POLYANTHUS* COM O PROGRAMA SEMENTES

Resumo

O programa SEMENTES parece capaz de reproduzir os principais eventos que caracterizam a dinâmica temporal de *P. polyanthus*. Populações não queimadas sofrem pequenas modificações em suas estruturas, ao longo do tempo. Essas populações sofreram oscilações de pequena magnitude, resultantes da floração sincronizada de pequeno número de indivíduos, geralmente pertencentes a um mesmo coorte. Ao contrário, as populações atingidas por fogo mostraram grandes alterações em suas estruturas, devido à indução das florações em massa. A magnitude dessas alterações aumenta com o intervalo de tempo entre incêndios, pois os indivíduos atingem faixas de tamanhos nas quais a probabilidade de floração é alta.

As simulações sugerem ser possível o uso do fogo para recuperar populações em declínio. Além disso, o fogo poderia ser usado, de forma planejada, para aumentar a produção de inflorescências, visando a exploração comercial.

Simulações alterando a altura mínima para ocorrência de florações natural e induzida por fogo, sugerem que adiar o processo reprodutivo pode não ser vantajoso, pois embora os indivíduos maiores produzam maior número de sementes, as chances de mortalidade natural são altas.

Palavras-Chave: dinâmicas populacionais, fogo, manejo de populações, história de vida.

Introdução

Modelos de dinâmica tem sido usados para projetar, a longo prazo, o destino de populações monoespecíficas ou de populações de diferentes espécies, interagindo em “cenários” bastante complexos. Eles permitem explorar as consequências das interações entre indivíduos (modelos baseados em indivíduos) ou de indivíduos agrupados em classes (modelos matriciais), da mesma ou de diferentes espécies, ocorrendo no plano (ex. competição por nutrientes do solo) ou em espaços tridimensionais (ex. competição por nutrientes e luz numa floresta), sobre a dinâmica das populações, a formação de padrões espaciais, abundâncias e hierarquias de tamanho. Além disso, a interferência conjunta de uma série de fatores externos, que influenciam as dinâmicas populacionais, pode ser avaliada (Bonan 1988, Busing 1991, Hochberg *et al.* 1994, Huston & DeAngelis 1987, Jeltsch *et al.* 1996, Perry & Gonzalez-Andujar 1993, Tongeren & Prentice 1986). Assim, combinando-se diferentes frequências e intensidades de incêndios, que determinam a mortalidade diferencial de plantas com diferentes tamanhos, foi possível sugerir estratégias de manejo para *Callitris intratropica* e *Banksia spp.* (Bradstock *et al.* 1996, Price & Bowman 1994). Numa abordagem bem mais complexa, o problema da estabilidade da vegetação nas savanas africanas, foi investigado, frente a diferentes combinações de umidade (no solo e no subsolo), intensidades de fogo e herbivoria. Esses fatores se interagem, determinam o estabelecimento, alternam as habilidades competitivas e possibilitam a coexistência de árvores e gramíneas, quanto atuam moderadamente (Jeltsch *et al.* 1996).

As alterações verificadas nas estruturas das populações de *P. polyanthus*, após as florações em massa, indicam que o fogo desestabiliza profundamente suas dinâmicas. A julgar pelo crescente fluxo de pessoas trafegando pela Serra do Cipó, e pelo aumento da ocupação humana em áreas vizinhas ao Parque, é de se esperar que os incêndios sejam cada vez mais frequentes na região, a não ser que seja feito um intenso trabalho de educação ambiental e de fiscalização pelo IBAMA, como previsto pelo Plano de Manejo do Parque Nacional da Serra do Cipó. É possível, inclusive, que alguns incêndios sejam intencionalmente ateados nas populações de *P. polyanthus*, por pessoas que comercializam suas inflorescências¹⁰. Em vista disso, é preciso prever o

¹⁰ Muitos indivíduos da população P4, em final de floração, foram coletados por um grupo de pessoas que fugiu apressadamente em uma camionete, com nossa aproximação.

provável destino das populações desta planta, para que, se necessário, medidas de proteção adequadas possam ser adotadas. Por outro lado, a possibilidade da exploração controlada das inflorescências, em fazendas ou reservas extrativistas, levanta a necessidade de se determinar qual estratégia de queima iria propiciar maior produtividade sem colocar em risco as populações. Questões como estas, de grande interesse do ponto de vista de conservação e comercial, requerem conhecimento da dinâmica da espécie, provavelmente ainda não disponível. O programa SEMENTES é uma ferramenta em potencial que possibilita investigar essas questões. Para isto, ele deve conter as equações, devidamente calibradas, que descrevem as diversas fases da história de vida da planta. Como acontece em qualquer população real, a dinâmica simulada resultará do desempenho de cada indivíduo (determinado por suas propriedades demográficas e eventos aleatórios) e da influência exercida pelo ambiente físico e biótico ao redor.

Para simular a dinâmica populacional de *P. polyanthus*, foi utilizado um modelo composto por um sistema de 5 equações que descrevem o crescimento das plantas, suas probabilidades de sobrevivência, as probabilidades de floração natural e após a ocorrência de fogo, a produção e a dispersão de sementes. As equações que não puderam ser obtidas no campo foram substituídas por outras ajustadas empiricamente, de modo a tornar as simulações mais realistas.

O objetivo das simulações, era verificar se o programa SEMENTES seria capaz de captar e sintetizar os principais eventos que provavelmente caracterizam a dinâmica temporal e espacial de *P. polyanthus*. Além disso, pretendia-se fazer algumas previsões sobre a provável dinâmica dessa planta, principalmente sob influência de incêndios ocorrendo a diferentes frequências.

Materiais e Métodos

Modelo Utilizado

Nas simulações, cada iteração correspondia a um ano. Não foram consideradas interações competitivas e variações temporais e espaciais na disponibilidade de recursos, que poderiam afetar alguns dos parâmetros populacionais. No entanto, alguns dos parâmetros populacionais são sempre sujeitos a variações aleatórias e,

portanto, as simulações nunca se repetem exatamente da mesma forma, quando são alteradas as “sementes dos números aleatórios¹¹” (opção inicial do menu).

A estrutura inicial da população, utilizada na simulação, foi a da população P0 (Fig. 1.3). Como essa população aparentava ser a mais velha e não mostrava indícios de perturbação, sua estrutura de tamanhos foi tomada como uma referência do que deveria ser encontrado em uma população estacionária (capítulo 1 - veja também Vandermeer 1981).

- *Crescimento das plantas.* Quando ainda não havia sido obtida a equação de crescimento de *P. polyanthus*, foi utilizada uma equação quadrática relacionando as alturas finais e iniciais dos indivíduos:

$$\text{alt}(t+1) = 1.15 \text{ alt}(t) - 0.00218 \text{ alt}(t)^2.$$

Os coeficientes desta equação foram escolhidos empiricamente, de modo que uma plântula com cerca de 3cm de altura levasse cerca de 50 anos para atingir 90cm de altura (essa equação foi usada na simulação da história da população P2 - veja adiante). Após a obtenção das medidas de crescimento, passou-se a utilizar a equação exponencial, ajustada para o período de 1 ano (capítulo 1):

$$\text{alt}(t+1) = 1.493 \text{ alt}(t)^{0.944}$$

- *Probabilidades de floração natural.* A floração de *P. polyanthus* parece se concentrar na estação chuvosa (outubro a março). No entanto, florações esporádicas são observadas em algumas plantas durante o restante do ano. Estas florações naturais eram simuladas a cada iteração, o que corresponderia, portanto, ao intervalo de tempo de um ano. O número total de plantas florescendo corresponderia ao total acumulado nesse período. A probabilidade de floração natural, em função da altura da planta, foi descrita por meio da equação semilogarítmica:

$$\text{Flornat}(\text{alt}(t+1)) = e^{0.038 \text{ alt}(t+1) - 4.755},$$

onde $\text{Flornat}(\text{alt}(t+1))$ é a probabilidade de uma planta de altura $\text{alt}(t+1)$ florescer naturalmente (capítulo 1).

- *Probabilidades de floração após a ocorrência de fogo.* Para simular a floração em massa após incêndios, usou-se a equação:

$$\text{Florfogo}(\text{alt}(t+1)) = (1 - e^{-0.314 \text{ alt}(t+1)})^{22.73},$$

¹¹ Valor numérico requisitado para alterar a sequência de números aleatórios, durante uma simulação.

que mede a probabilidade de uma planta de altura $\text{alt}(t+1)$ florescer após ser atingida por fogo (capítulo 2).

Por não se ter dados referentes à frequência com que incêndios atingem as populações de *P. polyanthus*, simulamos incêndios a intervalos de tempo curtos e espaçados, procurando, com isto, ter uma idéia de como as populações naturais estariam respondendo à imprevisibilidade na ocorrência do fogo.

- *Dispersão de sementes.* Embora a curva de dispersão obtida em campo se assemelhe a uma log-normal, para simular a dispersão de sementes, usou-se uma curva exponencial negativa, pois poucas sementes são depositadas abaixo da área delimitada pela borda da roseta:

$$ns(\text{alt}(t+1), r) = \text{alt}(t+1)^{0.8} e^{-kr},$$

onde $ns(\text{alt}(t+1), r)$ é o número de sementes depositadas a uma distância r da borda da roseta de uma planta com altura $\text{alt}(t+1)$ (o expoente 0.8 foi adicionado à equação com a finalidade de reduzir o número de sementes produzidas); k é a taxa de decréscimo do logaritmo do número de sementes com a distância da planta. O valor de k usado nas simulações foi de 0.05, o que resultava na produção de 1 a ~23 sementes que eram depositadas em menor número com o distanciamento da planta mãe. Ao simular-se uma pequena produção de sementes, tentou-se reproduzir a grande perda que parece ocorrer em condições naturais e além disso, reduzia-se o tempo de simulação.

Na simulação, as sementes são lançadas em direções aleatórias ao redor da planta. Nesse processo, não foram consideradas mudanças de direção provenientes de ventos e tombamento do caule, o que ocorre em condições naturais. As sementes geradas nas simulações obedeceram a uma distribuição normal de tamanhos. Em consequência disso, plantas de uma mesma coorte podem ter taxas de crescimento ligeiramente diferenciadas. Não foi considerada a possibilidade de ocorrência de bancos de sementes nas simulações.

- *Sobrevivência das plântulas e adultos.* Quando os dados sobre as taxas de sobrevivência de *P. polyanthus* ainda não haviam sido obtidos, foram utilizadas taxas de sobrevivência diferenciadas, escolhidas empiricamente, para plantas de pequeno e grande porte:

$$\text{Sobr}(\text{alt}(t+1)) = \begin{cases} 0.50, & \text{se altura} < 3\text{cm} \\ 0.93, & \text{se altura} \geq 3\text{cm} \end{cases}$$

(estas taxas foram usadas na simulação da história da população P2 - veja adiante). Após a obtenção da equação relacionando as probabilidade de sobrevivência com a altura dos indivíduos, foi mantida uma taxa de mortalidade mais acentuada para indivíduos jovens, também escolhida empiricamente, de modo a estabilizar o crescimento populacional. No entanto, para indivíduos maiores que 3cm, foi usada a equação de sobrevivência obtida (capítulo 1):

$$\text{Sobr}(\text{alt}(t+1)) = \begin{cases} 0.90, & \text{se altura} < 3\text{cm} \\ 0.968 - 0.003 \text{ alt}(t+1), & \text{se altura} \geq 3\text{cm} \end{cases}$$

Desde o início do desenvolvimento do programa SEMENTES até agora, foram feitas várias dezenas de simulações, que ajudaram a compreender um pouco mais sobre a dinâmica de *P. polyanthus* (e de outros organismos sésseis), mas que não serão discutidas nesse trabalho. Dentre estas, foram testadas diversas variações nas equações e parâmetros populacionais (bem como suas combinações), foi simulada competição afetando o desenvolvimento ou a sobrevivência dos indivíduos, verificou-se as chances de extinção de populações de diferentes tamanhos, analisou-se a dinâmica quando os incêndios queimavam parcialmente as populações, etc. As simulações, nas quais foi usado algum parâmetro diferente dos descritos acima, serão posteriormente indicadas.

Estruturas e Dinâmicas das Populações Não Perturbadas

Para verificar qual seria a estrutura estacionária gerada pelo modelo, fêz-se uma simulação sem a ocorrência de fogo, na qual obtivemos, além da dinâmica, as estruturas de tamanhos (alturas dos caules) em 100 iterações consecutivas, enquanto as taxas de crescimento populacional (λ) oscilavam em torno de 1.0. A estrutura média desta população foi comparada com a da população P1 (que foi bem amostrada e pressupos-se estar próxima a uma distribuição estacionária), por meio de um teste Qui-quadrado (Zar 1984). A idéia é que a estrutura da população simulada deveria convergir para uma estrutura similar a da P1 (ou P0), caso o modelo estivesse devidamente calibrado. Embora as curvas de crescimento, probabilidades de sobrevivência e floração natural tenham sido obtidas na população P0, a comparação foi feita com a população P1, uma vez que os indivíduos de pequeno porte (0 - 10cm) podem ter sido sub-amostrados na população P0. No entanto, a estrutura destas duas populações era bastante semelhante.

Estruturas e Dinâmicas das Populações Sob Diferentes Regimes de Fogo

Para verificar como os incêndios afetam as dinâmicas populacionais, foram feitas três simulações. Na primeira, o fogo ocorreu repetidamente, a intervalos de 1 ano, durante 10 iterações (iterações 2 a 20); na segunda, a intervalos de 4 anos, durante 10 iterações (iterações 2 a 38). Na terceira, os incêndios ocorreram bem próximos e bem distanciados no tempo (iterações 50, 155 e 160). O objetivo era contrastar as respostas populacionais a diferentes frequências e espaçamentos entre incêndios. Naturalmente que, numa situação real, a frequência dos incêndios dependerá também da capacidade de recuperação da vegetação, e que parece ser bastante variável dentro e entre manchas de *P. polyanthus*.

Para verificar como o intervalo de tempo entre incêndios afeta o número final de indivíduos das populações, simulamos a dinâmica de uma mesma população (composta inicialmente por 20 indivíduos¹²), submetida a um mesmo número de incêndios (4), que no entanto ocorreram a intervalos diferentes: 1, 2, 4, 8, 16, 32, 64 e 128 anos. Foram feitas também algumas simulações dentro do intervalo de 32 a 64 anos. Em cada simulação, o número de iterações foi igual ao número da iteração em que ocorreu o último incêndio. Foi feita também, para comparação, uma simulação sem a ocorrência de incêndios.

O fogo pode ser usado no manejo de populações em declínio? Foi simulado o destino de uma mesma população, composta inicialmente de 5 indivíduos, na ausência de fogo e queimada nas iterações 2, 12, 22, 32 e 42. Em cada caso foram feitas 10 simulação, cada uma com 50 iterações, mas com mudanças equivalentes nas “sementes dos números aleatórios”. No final de cada simulação, o número de indivíduos era registrado.

Tamanho Mínimo para Floração

Observou-se que 5cm foi a altura de caule mínima encontrada em indivíduos florescendo naturalmente ou após serem queimados. No entanto, indivíduos nesta faixa de altura produzem poucas sementes. Seria vantagem para *P. polyanthus* adiar a floração para que esta ocorresse em indivíduos de maior porte? Para tentar responder esta questão, fizemos duas séries de simulações. A primeira, com 11 simulações sem a

¹² O número pequeno de indivíduos foi necessário devido a limitações de memória, pois quando o período entre incêndios excedia 8 anos, a população se tornava extremamente numerosa.

ocorrência de fogo (número inicial de indivíduos = 120); a segunda, também com 11 simulações com três incêndios ocorrendo nas iterações 12, 16 e 42 (número inicial de indivíduos = 50). Em cada simulação, com 50 iterações, variamos em 5cm a altura mínima para a ocorrência de floração. Isso foi feito modificando-se as equações correspondentes aos cálculos das probabilidades de floração (capítulo 3):

$$\text{repfogo} = (1 - \text{EXP}(-0.314 * (h(a) + h_{\min}))) ^ {22.73}$$

$$\text{repnat} = \text{EXP}(0.038 * (h(a) + h_{\min}) - 4.755),$$

onde “hmin” reduzia ou aumentava a altura mínima do caule na qual a floração poderia acontecer. Em cada uma das séries de simulações, hmin assumiu os valores: -5, 0, 5, 10, ... , 45 (= 11 possibilidades). No final de cada simulação, o número de indivíduos era registrado.

Mortalidade Devido à Floração

Para se determinar a chance de um indivíduo morrer devido à floração natural, simulou-se o destino de 10 coortes compostas de 800 indivíduos de 3cm de altura, seguidas até a morte do último indivíduo. Nessas simulações, foram usadas as curvas de crescimento, sobrevivência e probabilidade de floração natural (capítulo 1), mudavam-se as sementes dos números aleatórios e a produção de sementes era nula (registrando-se apenas o evento reprodutivo). No final de cada simulação era registrado o número de indivíduos que havia florescido.

Os gráficos, excetuando o da dinâmica populacional, gerado pelo SEMENTES, foram feitos com o programa SYGRAPH (Wilkinson 1988).

Resultados

Dinâmicas das Populações

Embora tenham sido feitas várias simulações da dinâmica de *P. polyanthus*, os principais eventos verificados serão mostrados numa única simulação. Na ausência de perturbações, a população apresentou pequenas oscilações que se repetiam a intervalos de tempo relativamente regulares (~13-27 anos) (Fig. 4.1). Quando submetida a incêndios ocasionais, a população exibiu grandes oscilações cuja magnitude dependia tanto do intervalo de tempo entre os incêndios, quanto da estrutura da população no momento em que estes ocorriam. Por sua vez, a estrutura da população dependia diretamente da época de ocorrência do último incêndio (Fig. 4.1). Isso determinava o

tamanho atingido pelos indivíduos da população, bem como o número de indivíduos recrutados. Incêndios ocorrendo a intervalos de tempo relativamente longos causaram grandes oscilações populacionais, ao contrário de incêndios em intervalos de tempo curtos (Fig. 4.1). Além disso, o tamanho da população aumentava após os incêndios, quando a taxa de sobrevivência dos jovens (altura $< 3\text{cm}$) era alta (~ 0.91).

Quando a população foi submetida a incêndios repetidos (com intervalos de 1 ano), foi observado inicialmente um rápido aumento no número de indivíduos, como era esperado. No entanto, após algum tempo, ocorreu um decréscimo no tamanho da população, embora os incêndios continuassem. Finalmente, a população entrou novamente numa fase de crescimento. A fase de decréscimo no número de indivíduos ocorreu devido à eliminação (devido à floração) constante dos indivíduos de grande porte da população, responsáveis pela maior produção de sementes. Embora grande número de indivíduos de pequeno porte estivessem presentes, suas baixas probabilidade de floração, aliadas à pequena produção de sementes, resultavam no recrutamento de poucos indivíduos, em número incapaz de compensar as perdas devido à mortalidade natural.

Quando os incêndios foram mais espaçados no tempo (com intervalos de 4 anos), ocorreram oscilações populacionais com amplitudes crescentes. Elas ocorreram porque um número crescente de indivíduos florescia (e morria) simultaneamente, liberando quantidades cada vez maiores de sementes, uma vez que, com o maior intervalo de tempo entre os incêndios, os indivíduos atingiam maiores tamanhos.

Quando se aumentou a altura mínima para ocorrência de floração, verificou-se uma redução no tamanho atingido pelas populações queimadas e não queimadas (Fig. 4.2A). Consistentemente, a antecipação da floração para alturas menores que 5cm resultou em populações mais numerosas (Fig. 4.2A).

Quando o número final de indivíduos foi medido em função do espaçamento entre incêndios, observou-se que a população não queimada se extinguiu (iteração 62). No entanto, quando as populações foram queimadas, o número final de indivíduos aumentou rapidamente com o espaçamento entre os incêndios. Isto aconteceu até que o espaçamento fosse de 18 anos, declinando rapidamente a partir daí. No entanto, o decréscimo não foi monotônico, tendo sido observadas pequenas elevações no número final de indivíduos. Prolongando-se ainda mais o espaçamento entre incêndios, verificou-se novamente o aumento do número final de indivíduos (Fig. 4.2B).

Sete das dez populações, compostas inicialmente por 5 indivíduos, se extinguíram. Neste caso estas extinções aconteceram entre a 6ª e a 46ª interação. Ao contrário, todas as populações queimadas persistiram, tornando-se bastante numerosas.

Estruturas das Populações Não Perturbadas

A estrutura estacionária da população simulada foi bastante diferente da estrutura da população P1 ($\chi^2 = 157.344$, $P < 0.0001$, $df = 6$). Nota-se uma grande discrepância entre as 5 primeiras classes de altura (Fig. 4.3) (de fato, os Qui-quadrados parciais indicam diferenças apenas nessas classes). A relação entre o número de indivíduos (N) nas diferentes classes de altura (x) seguiu a seguinte equação:

$$N(x) = N(0) e^{-0.089x}, r^2 = 0.990, n = 8$$

(compare com a equação correspondente para a população P1: $N(x) = N(0) e^{-0.052x}$).

Esta curva indica que aproximadamente 41% dos indivíduos sobrevivem a cada incremento de altura correspondente a 10 cm (note que para este incremento em altura o valor encontrado na P1 corresponde a 60%).

Estruturas das Populações Perturbadas

Após a ocorrência do fogo, as populações adquiriam estruturas compostas por poucas classes de tamanho, semelhantes às observadas no campo (capítulo 2). No entanto, nas iterações que se seguiam, as estruturas algumas vezes adquiririam configurações bem diferentes das observadas no campo¹³. Era comum o aparecimento de estruturas bimodais e também de estruturas compostas de somente uma ou duas classes de tamanho. Estas configurações permaneciam por algum tempo, até serem gradativamente “substituídas” pela estrutura estacionária (Fig. 4.3). Isto ocorria em um intervalo de tempo relativamente curto (< 40 anos), indicando que o modelo é estável.

Mortalidade Devido à Floração

Verificou-se que apenas 17 a 20% da mortalidade dos indivíduos entre 3 e 90cm seria decorrente de floração natural.

¹³ Observe que no histograma apresentado pelo SEMENTES, as plantas estão agrupadas em classes de altura de 10cm, enquanto nas Figuras 1.3, 1.7 e 2.3, o intervalo de classe é de 5cm.

Discussão

Dinâmicas Populacionais

A principal utilidade dos modelos de simulação é assegurar que a compreensão sobre determinado fenômeno seja razoavelmente completa. Disso resulta que os modelos são mais úteis quando geram padrões diferentes dos observados, indicando a possível atuação de fatores não considerados (Gilbert 1989).

As simulações das dinâmicas populacionais de *P. polyanthus* foram feitas com um sistema de equações, parte obtida por meio de ajustes estatísticos a dados coletados no campo, parte empíricas, que substituíram as equações não obtidas. Além disso, algumas possibilidades, como por exemplo, a ocorrência de variações na taxa de sobrevivência dos indivíduos em função da pluviosidade (veja Castellani *et al.* 1995), a existência de um possível banco de sementes, mortalidade por fogo e competição intraespecífica, não foram consideradas. Existe também a possibilidade do fogo fazer com que os indivíduos retrocedam a determinadas classes de tamanho ou permaneçam nas mesmas classes, o que corresponderia aos processos de fragmentação e “looping” nos modelos matriciais. Isto é possível, uma vez que há uma redução na área fotossintética da planta, a qual parece influenciar, por exemplo, a produção de capítulos. Tendo isso em mente, os resultados das simulações devem ser encarados com cautela. No entanto, as dinâmicas simuladas exibiram padrões, de uma maneira geral consistentes com o que foi discutido nos capítulos 1 e 2, indicando que, mesmo incompleto e/ou impreciso, o modelo tem um certo poder descritivo e preditivo.

Plantas que deveriam exibir oscilações populacionais consideráveis podem ter dinâmicas relativamente estáveis. A estabilidade das populações pode ocorrer em consequência da estabilidade ambiental, competição e efeito tamponador de um banco de sementes (Symonides 1987, Thrall *et al.* 1989). Em *Yucca glauca* (Agavaceae), planta semélpara como *P. polyanthus*, a estabilidade das populações parece associada a ocorrência de reprodução vegetativa, que compensa a grande variabilidade temporal no sucesso reprodutivo sexuado (Kingsolver 1986, veja também Smith 1981). Baixas taxas reprodutivas e de mortalidade, como parece acontecer com *P. polyanthus*, aparentemente poderiam manter também as populações relativamente estáveis. Na ausência de incêndios, a taxa de floração é baixa e a população provavelmente se mantém sem grandes oscilações. Isto ocorre devido ao pequeno recrutamento de

novos indivíduos e à baixa taxa de mortalidade dos adultos. No entanto, as simulações realizadas, considerando-se apenas floração natural, resultaram em oscilações populacionais a intervalos de tempo relativamente regulares. Isto também era evidente após a ocorrência de floração em massa induzida por fogo (Fig. 4.1). Estas oscilações ocorriam devido a reprodução coincidente de um número pequeno e variável de indivíduos, pertencentes a coortes com aproximadamente a mesma idade. Como a probabilidade de floração natural aumenta com o tamanho (ou idade) dos indivíduos, aqueles pertencentes a coortes com idades semelhantes terão maior chance de florescer sincronicamente. A *proporção* de indivíduos florescendo aumenta gradativamente com o tempo, resultando no aumento gradual do tamanho da população. Isto continua até ocorrer a “exaustão” destes coortes, ou até que o número de indivíduos a eles pertencentes seja relativamente pequeno. A partir desse momento, predominam indivíduos com baixa probabilidade de floração e a mortalidade levaria a uma redução gradual no tamanho da população. Esta redução continuaria até que alguns indivíduos atingissem novamente classes de tamanho de floração, reiniciando o processo. A magnitude das oscilações que daí resultarão dependerá do número e do tamanho das plantas florescendo, bem como das taxas de sobrevivência dos indivíduos vegetativos.

Esta estabilidade relativa na dinâmica de *P. polyanthus* pode ser quebrada quando se induz a floração em massa da população através do fogo. Ocorrerão oscilações populacionais resultantes da liberação simultânea de grande número de sementes, seguida da mortalidade das plantas que floresceram. Estas oscilações são acompanhadas de alterações nas estruturas e aumento do número de indivíduos, acentuando-se a medida que aumenta o intervalo de tempo entre os incêndios (deve-se lembrar que esses aumentos populacionais não são totalmente realistas, pois não se considerou a existência de competição intraespecífica e outros fatores de mortalidade). Isto ocorre porque os indivíduos têm tempo suficiente para atingir tamanhos em que, tanto as probabilidades de floração quanto a produção de sementes, são elevadas. Portanto, quando os incêndios são pouco frequentes, a dinâmica populacional tornar-se-á instável e apresentará grandes oscilações (Fig. 4.1). Por outro lado, quando o intervalo de tempo entre os incêndios é curto, as oscilações populacionais serão relativamente pequenas, com pequenas alterações na estrutura e número de indivíduos (Fig. 4.1). No entanto, se estes incêndios continuarem ocorrendo, repetidamente, por um longo período de tempo, observa-se que, após um aumento inicial, ocorrerá um

período de declínio no tamanho da população. Este declínio é devido a baixa produção de novos indivíduos que não compensará a perda dos adultos pós-floração. O período de declínio dará lugar novamente ao crescimento populacional, quando os indivíduos atingirem maiores tamanhos. Grandes oscilações populacionais são também esperadas na dinâmica de *Callitris intratropica*, um cipreste da Austrália (Price & Bowman 1994) e, da mesma forma como verificado nas simulações de *P. polyanthus*, a magnitude das oscilações dependerá do intervalo de tempo entre os incêndios¹⁴. Isto se deve ao fato de que os indivíduos pertencentes a diferentes classes de tamanho, além de serem mais ou menos sensíveis à queima, também têm fecundidades diferentes.

Variando-se a frequência dos incêndios nas simulações, observou-se que as populações tornaram-se mais numerosas em frequências “intermediárias” (no caso, 16-18 anos, Fig. 4.2B). Os picos menores, observados no número final de indivíduos (um a 36 e os outros a 55 e 128 anos), sugerem que estes espaçamentos são múltiplos de 16-18 anos, período de tempo estimado para as plantas atingirem alturas, nas quais a probabilidade de floração por fogo é de 100%. Este período pode estar também relacionado a um balanço entre a produtividade e abundância relativa dos indivíduos no intervalo de tempo entre incêndios: indivíduos de maior porte são mais produtivos (produzem maior número de sementes), mas tornam-se mais raros ao longo do tempo, devido à mortalidade natural. Os incêndios a intervalos curtos de tempo eliminam constantemente os indivíduos de maior porte, deixando os menores, pouco produtivos: a população cresce lentamente. Os incêndios muito espaçados atingirão populações compostas por relativamente poucos indivíduos de grande porte: o crescimento populacional também será lento.

O cactus *Cereus giganteus* e outras plantas do deserto do Arizona têm sido eliminadas das proximidades das estradas, devido aos incêndios frequentes provocados por motoristas (Rogers 1985). Simulações da dinâmica das espécies arbóreas, *C. intratropica* (Price & Bowman 1994) e *Banksia spp.* (Bradstock *et al.* 1996), resultaram em maior chance de extinção, quando a frequência dos incêndios era alta. Nestes três casos, as diferentes classes de tamanho são sensíveis, de forma

¹⁴ Foram feitas simulações com base nos valores de fecundidade, sobrevivência e probabilidades de transição do artigo. Como as equações que alteram estes parâmetros em função da densidade parecem estar erradas, estas foram novamente deduzidas, resultando nas seguintes equações: $F_i = S_{i(max)} F_{i(max)} (1 - (N_2 + N_3) / 3000)$; $G_i = S_{i(max)} T_{i(max)} (1 - (N_2 + N_3) / 3000)$; $R_i = S_{i(max)} (1 - T_{i(max)}) (N_2 + N_3) / 3000$. No entanto, os resultados das simulações diferem dos reportados.

diferenciada, à queima, o que aparentemente não se verifica em *P. polyanthus*, pelo menos quando os incêndios são espaçados no tempo. Ao contrário, simulações da dinâmica populacional de *Andropogon semiberbis* (Gramineae) indicam a necessidade de incêndios frequentes para persistência das populações, na ausência de pastejo, sugerindo que a evolução desta espécie esteve ligada à ocupação humana das savanas venezuelanas, uma vez que lá os incêndios naturais são pouco frequentes (Silva *et al.* 1991).

Paepalanthus polyanthus evoluiu sob condições que estão sendo rapidamente alteradas devido à crescente ocupação humana. A alta frequência de incêndios verificada em algumas das populações, principalmente as situadas próximas às estradas, poderia colocá-las em risco, pois, embora os incêndios favoreçam o recrutamento de novos indivíduos, as chances de sobrevivência das sementes e dos jovens podem ser baixas. No entanto, as simulações sugerem que incêndios controlados poderiam ser usados no manejo de populações. Na medida certa, eles poderiam ajudar a recuperar populações em declínio. Por outro lado, em fazendas ou reservas extrativistas, eles poderiam maximizar a produção comercial de sempre-vivas. Nesse caso, os incêndios ocorrendo com frequências “intermediárias”, seriam os que resultariam em maior produtividade. Estes incêndios induziriam o recrutamento de número relativamente elevado de indivíduos, sem uma perda acentuada de adultos, resultando em maior crescimento populacional. O problema, nesse ponto, seria determinar qual o melhor intervalo de tempo entre os incêndios. As simulações indicam que o espaçamento deveria ser de aproximadamente 16-18 anos, período de tempo excessivamente longo. Entretanto, esta limitação poderia ser contornada num sistema de rodízio, no qual uma população seria dividida em parcelas, que seriam queimadas anualmente e sequencialmente no tempo. Um sistema de 16-18 parcelas, por exemplo, iria supostamente garantir colheitas anuais com máxima produtividade.

Finalmente, deve-se mencionar que na população P4, foi constatada a coleta de indivíduos inteiros com suas inflorescências, no final da floração em massa induzida pelo incêndio ocorrido em 1994. É possível, então, que alguns incêndios na Serra do Cipó estejam sendo ateados propositalmente, visando induzir florações em massa para fins comerciais, o que representaria um manejo não controlado de populações de *P. polyanthus*.

Estruturas das Populações Não Perturbadas

Descontados os diversos fatores ambientais que poderiam afetar a estrutura de uma população, a qualquer instante de tempo, esta resulta da interação entre os parâmetros populacionais que governam o crescimento, a sobrevivência e a reprodução dos indivíduos. Por exemplo, curvas de crescimento sigmóide e competição intraespecífica, podem gerar estruturas bimodais (Aikman & Watkinson 1980, Westoby 1982). Taxas de mortalidade elevadas podem originar estruturas populacionais com declínio bastante acentuado entre classes de tamanho sucessivas.

A estrutura estacionária gerada por simulação é bem diferente da verificada na população P1 (Fig. 4.3). Caso a população P1 represente uma distribuição estacionária, torna-se evidente que o programa ainda não está devidamente calibrado e/ou que fatores desconsiderados nas simulações estão atuando. Assim, a maior frequência de indivíduos nas duas primeiras classes de tamanho (0 - 20cm), sugere que a produção e/ou sobrevivência de sementes, plântulas e plantas de pequeno porte é menor do que a gerada por simulação (deve-se lembrar a falta completa de dados sobre sobrevivência e viabilidade das sementes no solo). Por outro lado, a sobrevivência nas três classes seguintes parece maior no campo do que na simulação. É possível que as taxas de sobrevivência usadas na simulação tenham sido subestimadas, o que poderia explicar parte dessas diferenças. Um dos problemas com o método utilizado para a obtenção da curva de crescimento é que, como os dados são obtidos em um curto intervalo de tempo, os parâmetros estimados refletem as condições ambientais vigentes (veja Kaufmann 1981). O período de chuvas prolongado que ocorreu em 1997, pode ter resultado no crescimento mais rápido dos indivíduos, reduzindo o tempo necessário para transição entre classes de tamanho, gerando taxas de sobrevivência menores (capítulo 1).

Estruturas das Populações Perturbadas

Estruturas populacionais compostas por poucas classes de tamanho são esperadas após a ocorrência dos incêndios (capítulo 2). As plantas pertencentes a estas classes deveriam desenvolver-se, por algum tempo, antes de atingir estágios com alta probabilidade de floração natural. A reprodução seria rara durante este período, predominando o crescimento e a mortalidade. Ao longo do tempo, estas plantas

mudariam de tamanho simultaneamente (caso tenham tamanhos semelhantes), enquanto o número total de indivíduos poderia sofrer uma redução (até que a mortalidade fosse compensada pela reprodução). A frequência dos eventos reprodutivos e a velocidade de transição entre estágios, sementes-plântulas e demais classes de tamanho, determinará o tempo de persistência destas configurações estruturalmente simples. Com o desenvolvimento de novas plantas (a partir das sementes recentemente produzidas e/ou estocadas em bancos de sementes), deverá haver o aparecimento de estruturas bimodais. Embora ainda não tenham sido observadas no campo, é provável que estas configurações existam. Configurações semelhantes em decorrência da reprodução espaçada no tempo, foram observadas para *Larrea divaricata*, planta dos desertos Norte Americanos (Barbour 1969).

Tamanho Mínimo para Floração

A redução da idade em que ocorre a primeira reprodução, seria uma das formas que levariam ao aumento da taxa intrínseca de crescimento populacional (as outras duas seriam o aumento da fecundidade e o aumento das taxas de sobrevivência). Por outro lado, se adiando a maturação permite-se o maior crescimento e a fecundidade aumenta com o tamanho, este procedimento traria mais benefícios do que antecipá-la. Isto poderia acontecer até que a aptidão ganha com a fecundidade fosse contrabalançada com a perda devido ao tempo de geração mais longo e a redução da sobrevivência até a maturidade (Stearns 1993). Consistente com essa idéia, simulações da dinâmica de *Oenothera glazioviana*, uma planta japonesa de ciclo de vida bienal, mostram que tanto a redução na idade de primeira reprodução quanto o seu adiamento, resultaram na diminuição da taxa intrínseca de crescimento populacional. As simulações indicaram um tamanho mínimo crítico, determinado por um balanço entre a fecundidade e sobrevivência dos indivíduos (Kachi & Hirose 1985).

Para *P. polyanthus* estimou-se que entre 80 e 83% dos indivíduos com 3cm de altura morreriam sem se reproduzir. As simulações sugerem também que adiar o processo reprodutivo seria desvantajoso, embora isto resulte no aumento da fecundidade; ao contrário, seria mais vantajoso antecipá-lo. Neste caso, as simulações indicam que, florescer quando a altura do caule é próxima a 5cm, resultará no maior crescimento populacional (Fig. 4.2A). Este resultado sugere que esta altura mínima resulta de um processo de otimização por seleção natural.

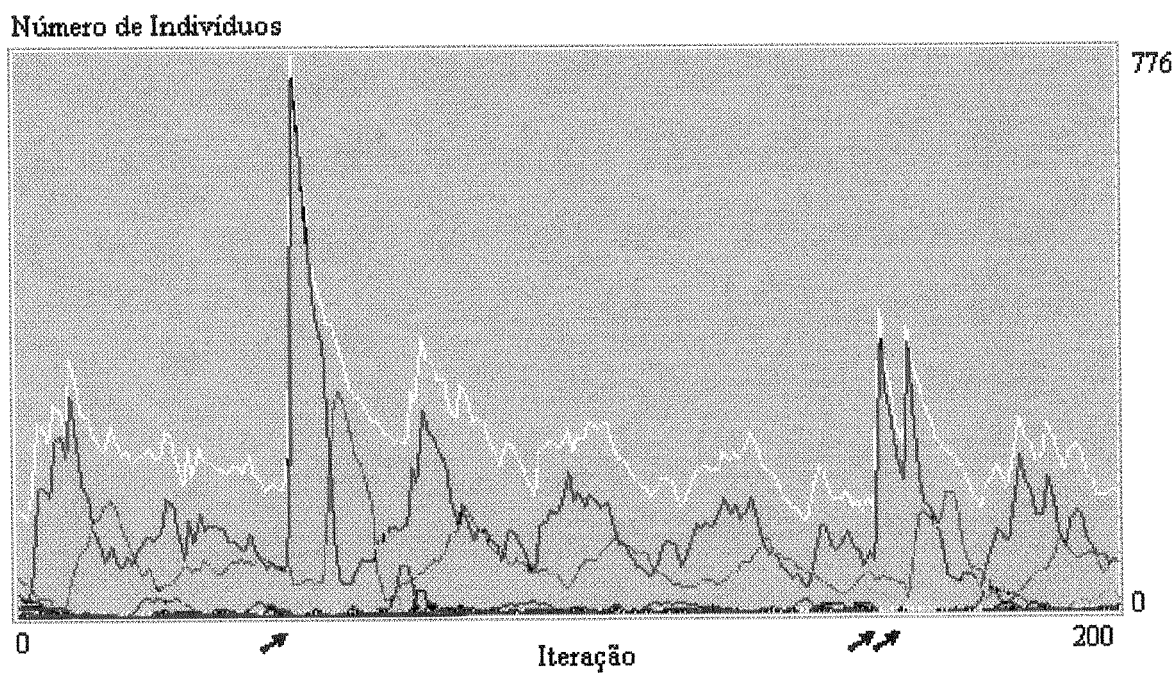


Figura 4.1. Dinâmica populacional simulada com o programa SEMENTES. Linhas brancas: número total de indivíduos; as demais linhas reúnem indivíduos em classes de altura de 10cm (azuis = 0-10cm, cinza = 10-20cm, etc.); população inicial = 120 indivíduos; taxa de sobrevivência de indivíduos com altura < 3cm = 0.85; os incêndios aconteceram na 50ª, 155ª e 160ª iterações (setas). Observe as pequenas oscilações no intervalo entre os 2 primeiros incêndios (período ~ 27 anos).

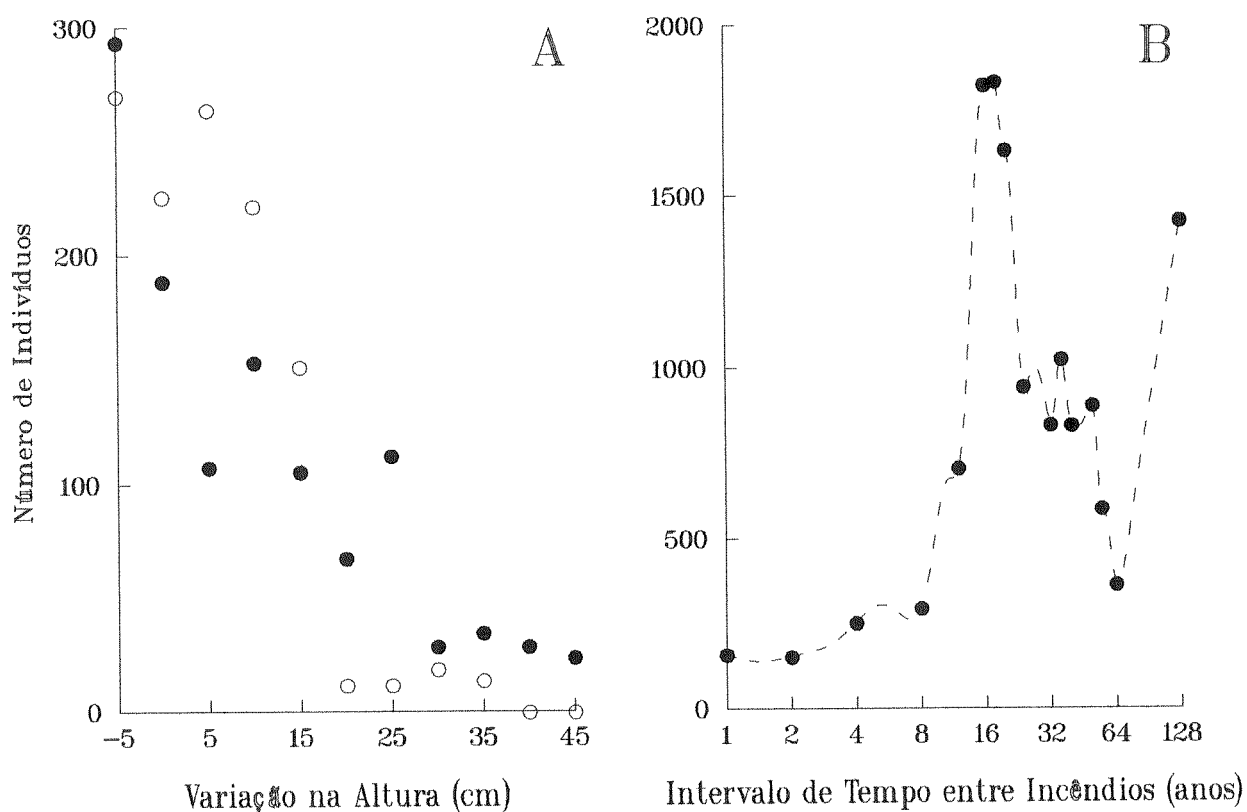


Figura 4.2 A) Tamanho final das populações simuladas, após 50 iterações, em função de variações nas alturas mínimas para ocorrência de floração (círculos claros: simulações sem a ocorrência de incêndios; círculos escuros: simulações com ocorrência de incêndios); B) Tamanho atingido pelas populações, em simulações com diferentes frequências de incêndios.

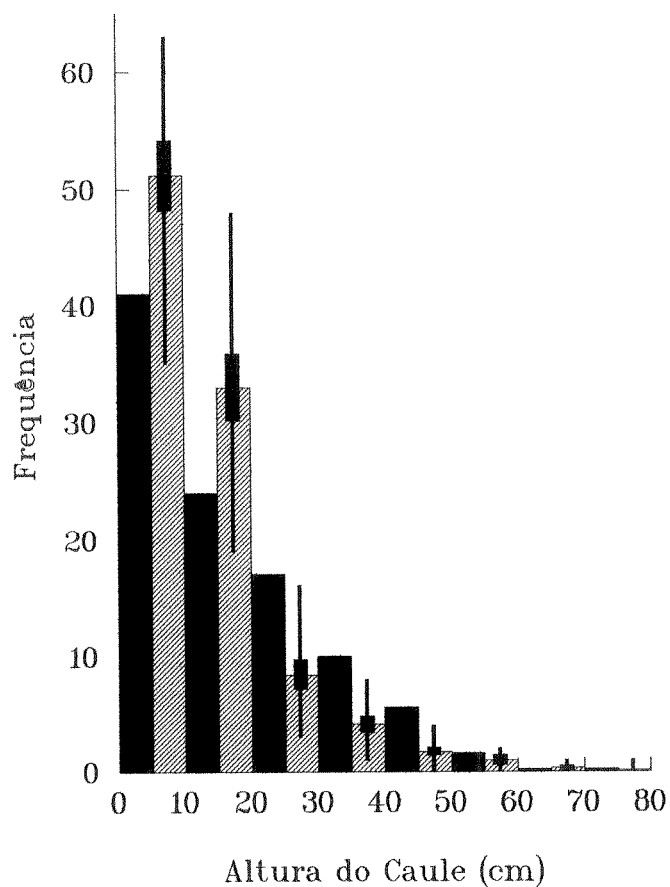


Figura 4.3. Variação na estrutura da população simulada, durante 100 iterações, enquanto o valor de λ oscilava em torno de 1.0 (são mostradas a média, desvio padrão e valores máximos e mínimos), comparada com a estrutura da população P1 (barras pretas).

Capítulo 5

SIMULAÇÕES DA DINÂMICA ESPACIAL DE *P. POLYANTHUS* COM O PROGRAMA SEMENTES

Resumo

O programa SEMENTES foi usado para reconstituir a história da população de *P. polyanthus* que foi mapeada. Os resultados sugerem que a distribuição dessa espécie em manchas deve ser devida em parte à sua pequena capacidade de dispersão. O padrão espacial dentro das manchas apresentou mudanças ao longo do tempo, sendo os indivíduos de pequeno porte mais agregados que os de grande porte, à semelhança do que foi observado em campo. A mortalidade aleatória dos indivíduos, associada à mortalidade mais acentuada dos jovens, independentemente de suas localizações, gerou padrões que deveriam ser esperados como resultado de competição intraespecífica.

As alterações no padrão espacial após as florações em massa, também foram semelhantes aos observados em campo. As simulações corroboraram a suspeita de que a população de *P. polyanthus* mapeada havia sido atingida por um incêndio anterior ao do que se tinha registrado.

Palavras-Chave: dinâmica espacial, competição, fogo.

Introdução

A rica variedade de dinâmicas populacionais de diferentes espécies de microrganismos, animais e plantas superiores, ao mesmo tempo que fascinava, intrigava os ecólogos de populações: dinâmicas estáveis, oscilações que se repetiam periodicamente e dinâmicas imprevisíveis. Como poderiam ser geradas? No início dos anos 70, alguns ecólogos perceberam que modelos matemáticos simples, propostos inicialmente para peixes e insetos, podiam gerar dinâmicas extraordinariamente mais complexas do que as reportadas. Estes modelos indicavam que a estabilização do crescimento, os ciclos e as dinâmicas caóticas, na verdade, fazem parte de um *continuum*, determinado pela intensidade da competição intraespecífica e seriam esperados, não só entre espécies com diferentes histórias de vida, mas também, em diferentes populações de uma mesma espécie (Attayde & Fernandez no prelo, May 1981, 1992, Southwood 1981). Assim, o modelo populacional de *Poa annua* (Poaceae), indica que a diminuição da fecundidade e das taxas de sobrevivência, com o aumento do número de indivíduos, contribuem para estabilizar o tamanho e a dinâmica da população (veja Begon *et al.* 1996). No entanto, em *Erophila verna* (Cruciferae), ciclos populacionais de mesma amplitude, ocorrendo a intervalos de dois anos, parecem ser gerados por um mecanismo de compensação de densidade. Nesta espécie, taxas de germinação mais baixas que as observadas gerariam dinâmicas estabilizadas, enquanto que taxas mais elevadas gerariam dinâmicas aparentemente imprevisíveis. Essas diferentes dinâmicas seriam, portanto, mediadas pelo tipo de solo (veja Symonides *et al.* 1986).

Em organismos sésseis, como as larvas de formiga-leão, moluscos, corais e plantas, a sobrevivência, o crescimento e/ou a fecundidade dos indivíduos podem ser reduzidas, dependendo do número, distâncias, tamanhos e da dispersão angular de seus vizinhos (veja Bonan 1988, Huston & DeAngelis 1987, Mack & Harper 1977, Prado *et al.* 1993, Silander & Pacala 1985). A inibição do desenvolvimento, por exemplo, resulta na formação de hierarquias de tamanhos em plantas, uma vez que o potencial para aquisição de recursos é diretamente afetado pela vizinhança imediata de cada indivíduo (veja Aikman & Watkinson 1980). Com o crescimento afetado, também serão afetadas as taxas de sobrevivência, a idade da primeira reprodução e a produção de sementes, determinantes do crescimento populacional (Harcombe 1987). Por sua vez, a mortalidade mais acentuada dos indivíduos que sofrem maior influência de seus vizinhos, deverá promover a diminuição do grau de agregação. Ao longo do tempo,

isto resultará na redução da intensidade da competição e, conseqüentemente, das diferenças no desenvolvimento.

O fogo pode também influenciar drasticamente o crescimento das populações de plantas, ao alterar a chance de sobrevivência e as habilidades competitivas dos indivíduos, estimulando a rebrota ou induzindo a produção e a liberação de sementes. Em conseqüência desses diferentes eventos, os padrões espaciais são modificados ao longo do tempo. Por exemplo, nas savanas africanas, o fogo favorece padrões agregados em árvores, uma vez que a probabilidade de ocorrência de incêndios e os danos causados pelo fogo são menores no interior dos agrupamentos. Neles, o desenvolvimento das gramíneas - combustível para queima - é inibido (Hochberg *et al.* 1994, Jeltsch *et al.* 1996). Em florestas de *Pinus clausa*, incêndios ocasionais promovem o recrutamento em massa de novos indivíduos, em função da liberação das sementes dos cones serotinosos dessa espécie e da eliminação de arbustos de outras espécies competidoras, convertendo o padrão espacial, outrora aleatório ou regular, em agregado (Parker 1997). Em *Andira legalis*, uma leguminosa das restingas brasileiras, verificou-se que, enquanto o padrão dos genetes se manteve inalterado, o grau de agregação dos rametes aumentou, em conseqüência da intensa rebrota pós-fogo (Cirne & Scarano 1996).

O fogo provoca modificações na dinâmica e no padrão espacial das populações de *P. polyanthus*. A mortalidade em massa dos adultos (de uma maneira geral mais espaçados que os jovens) e a liberação de grande quantidade de sementes (nas imediações da planta mãe), tendem a desestabilizar a dinâmica e a acentuar o grau de agregação dos indivíduos, dentro das manchas (veja capítulo 2). A análise dos padrões espaciais de *P. polyanthus* sugere ainda a ocorrência de competição intraespecífica que, ao longo do tempo, deveria não só aumentar a dispersão dos indivíduos dentro da população, acentuando a mortalidade daqueles situados muito próximos, mas também favorecer o crescimento dos mais isolados (capítulo 1). Em última análise, esses padrões sugerem que a competição intraespecífica teria um importante papel na regulação da dinâmica desta espécie. Mas, esses padrões indicam realmente competição intraespecífica? Podem eles ser gerados por outros processos? O programa SEMENTES pode ajudar a reconstituir a história das populações desta planta?

Metodologia

História da População P2

Para tentar reconstituir a possível história da população P2 (veja capítulos 1 e 2), foi feita uma simulação na qual a população se desenvolveu sem a ocorrência de fogo até a 37ª iteração, quando então ocorreu um incêndio que atingiu parcialmente a população (0 a 4m), induzindo a floração de vários indivíduos. Permitiu-se novamente o desenvolvimento sem fogo até a 42ª iteração. Na 43ª (que equivaleria a 6 anos depois do primeiro incêndio), foi simulado um segundo incêndio, em toda a população (o intervalo de tempo entre incêndios estimado para a população P2, foi de 6.5 a 7 anos). Os padrões espaciais e estruturas das populações da 42ª e 43ª iterações foram comparados com os observadas na população P2 (Fig. 1.7, Tabelas 1.3 e 2.4). Todas as análises foram feitas com o programa ANORAK.

Correlações entre os Tamanhos e as Distâncias dos Indivíduos

A competição intraespecífica pode ser inferida observando-se o aumento do tamanho dos indivíduos com o aumento de suas distâncias? Cogitou-se que padrões semelhantes poderiam ser gerados quando a dispersão de sementes é limitada às proximidades da planta mãe, e quando a mortalidade é aleatória. Isto resultaria no desenvolvimento de coortes constituídos de plantas de tamanhos semelhantes. Durante o desenvolvimento, estas plantas aumentariam de tamanho e a mortalidade aumentaria progressivamente suas distâncias.

Para testar esta hipótese, simulou-se, com o programa SEMENTES, a dinâmica de uma população de plantas cujo padrão espacial seria resultante apenas do processo de dispersão e da mortalidade aleatória dos indivíduos. Isto foi feito durante 100 iterações, sem a ocorrência de fogo e com interações entre plantas, solicitada apenas para que fosse feita uma varredura de 360° em torno de cada indivíduo (para isso, raioviz = 0). Nessas varreduras eram computados os tamanhos e as distâncias de cada indivíduo a seus vizinhos mais próximos. Assim, a vizinhança de cada planta era determinada, mas não influenciava nenhuma das equações ou parâmetros populacionais.

Para verificar a frequência de ocorrência destas correlações em uma simulação, foram calculados, em cada uma das 100 iterações, os coeficientes de correlação de Pearson (Zar 1984) entre a soma dos tamanhos das rosetas de cada indivíduo focal e

de seu vizinho mais próximo e suas distâncias ($r_{\text{soma dos tamanhos} \times \text{distância}}$) e também as correlações entre seus tamanhos ($r_{\text{tamanho} \times \text{tamanho}}$).

Para verificar se a densidade da população poderia mascarar as correlações tamanho x distância e tamanho x tamanho, foram calculadas também as correlações entre os valores dos coeficientes de correlação de Pearson e as densidades populacionais ($r_{\text{soma dos tamanhos} \times \text{distância} \times \text{densidade}}$ e $r_{\text{tamanho} \times \text{tamanho} \times \text{densidade}}$).

Para verificar a evolução do padrão espacial desta população ao longo do tempo, calculou-se o índice de agregação de Clark & Evans para cada uma das iterações.

Dados coletados em diferentes populações de *Espeletia* (Compositae) dos Andes Venezuelanos (Tabela 11 e Tabela B de Smith 1981) permitiram verificar a relação entre os coeficientes de correlação entre o tamanho das plantas e as distâncias a seus vizinhos mais próximos, em diferentes densidades ($r_{\text{tamanho} \times \text{distância} \times \text{densidade}}$). Entretanto, não está claro no trabalho de Smith se a correlação é calculada para a soma dos tamanhos x distância ou para tamanhos x distância), o que dificultaria a comparação direta dos resultados.

As análises estatísticas e gráficos foram feitas com o pacote SYSTAT-SYGRAPH (Wilkinson 1988, 1989).

Resultados

Padrão Espacial da População P2

Os padrões espaciais gerados pelo programa SEMENTES (Fig. 5.1A) assemelham-se aos encontrados na população P2 (Fig. 1.7A). Durante as simulações os indivíduos jovens formam agrupamentos densos ou pequenos grupos, resultantes da queda de sementes próximas à planta mãe. Os indivíduos de maior porte são encontrados em agrupamentos cada vez menores, nos quais se encontram progressivamente mais espaçados. Os agrupamentos de jovens muitas vezes coincidem com os de adultos (Fig. 5.1A). Numa sequência temporal os limites da população variam lentamente, pois a distribuição dos indivíduos irá se restringir às imediações dos adultos parentais.

Antes da mortalidade em massa induzida por fogo, a população simulada apresentava padrão agregado ($I_h = 0.77$, $R = 0.71$), com densidade em torno de 2.61 indivíduos/m² (Fig. 5.1A, Tabela 5.1). Foram encontradas correlações positivas entre a

soma dos tamanhos dos indivíduos focal e de seu vizinho mais próximo e suas distâncias ($r = 0.50$), bem como entre seus tamanhos ($r = 0.30$).

Quando a população é dividida em classes de tamanhos, observa-se que os indivíduos de pequeno porte (altura $\leq 5\text{cm}$) têm distribuição mais agregada ($I_h = 0.90$, $R = 0.71$), do que os de médio (altura entre 10 e 20cm) ($I_h = 0.83$, $R = 0.42$), e de grande porte (altura entre 25 e 40cm, $I_h = 0.70$, $R = 0.43$) (Tabela 5.1, Fig. 5.1A). Por outro lado, a distribuição de frequências de distâncias mínimas, entre indivíduos, indica claramente que a mortalidade não ocorre ao acaso, mas concentra-se nos indivíduos que se situam mais próximos dos outros (Fig. 1.8B). Isso resultou da maior taxa de mortalidade dos indivíduos jovens, na simulação (veja capítulo 4).

Quando as regiões do mapa compreendidas entre 0 e 4m e entre 4 e 21m são analisadas separadamente, observam-se características bem distintas. Entre 0 e 4m, os indivíduos são de menor porte ($\sim 94\%$ com alturas $\leq 10\text{cm}$) que no restante da área ($\sim 75\%$ dos indivíduos com alturas $\leq 10\text{cm}$). No entanto, o grau de dispersão foi semelhante nas duas áreas (respectivamente, $I_h = 0.74$, $R = 0.70$; $I_h = 0.76$, $R = 0.71$) (Tabela 5.1, Fig. 5.1A, E, F).

Tabela 5.1. Padrão espacial simulado para a população P2 (42ª iteração), quando analisada sob diferentes aspectos:

Aspecto analisado	R	z	P <	padrão	h	I _h	P <	padrão	r _{alt} dist	r _{alt} alt	n
área total/todos indivíduos	0.71	12.71	0.0001	agreg.	3.43	0.77	0.0001	agreg.	0.50	0.30	549
altura entre 0-5cm	0.41	13.63	0.0001	agreg.	10.06	0.90	0.0001	agreg.			150
altura entre 10-20cm	0.42	7.20	0.0001	agreg.	4.98	0.83	0.0001	agreg.			43
altura entre 25-40cm	0.43	4.96	0.0001	agreg.	2.41	0.70	0.025	agreg.			21
área entre 0-4m	0.70	7.77	0.0001	agreg.	2.85	0.74	0.0001	agreg.	0.74	0.68	188
área entre 4-21m	0.71	10.35	0.0001	agreg.	3.27	0.76	0.0001	agreg.	0.62	0.39	351

Após a floração em massa que se seguiu ao incêndio simulado (43ª iteração), a densidade foi reduzida de 2.61 para 1.60 indivíduos/m² (Fig. 5.1B) e o grau de agregação aumentou ($I_h = 0.84$, $R = 0.63$, Tabela 5.2), em virtude da eliminação dos indivíduos que floresceram, na sua maioria de médio a grande porte, que tinham

distribuição menos agregada. Observe também o aumento nas correlações tamanho x distância e tamanho x tamanho (Tabela 5.2).

Tabela 5.2. Padrões espaciais simulados para a população P2, antes e após a mortalidade em massa dos indivíduos:

Aspecto analisado	R	z	P <	padrão	h	Ih	P <	padrão	$r_{alt\,dist}$	$r_{alt\,alt}$	n
antes da mortalidade em massa	0.71	12.71	0.0001	agreg.	3.43	0.77	0.0001	agreg.	0.50	0.30	549
após a mortalidade em massa	0.63	12.82	0.0001	agreg.	5.47	0.84	0.0001	agreg.	0.57	0.79	336

Tamanho dos Indivíduos x Distância do Vizinho Mais Próximo

Na simulação, a população aumentou continuamente ao longo do tempo (a variação no número de indivíduos foi em torno de 5 vezes). Esta situação foi interessante para se determinar o comportamento dos coeficientes de correlação tamanho x distância e tamanho x tamanho em função de grandes variações na densidade. Nas primeiras iterações, o padrão espacial foi mais próximo ao aleatório, gerado pelo sorteio das coordenadas de cada indivíduo. Este padrão passou rapidamente a agregado (Fig. 5.2A), devido à dispersão de sementes próximas umas das outras e da planta mãe. O grau de agregação passou a variar entre 0.52 e 0.63 (sendo 0.79 na população P2).

Nesta simulação, com 100 iterações, observa-se que são esperadas correlações positivas entre a soma do tamanho das plantas e a distância ao vizinho coespecífico mais próximo, na ausência de interações entre os indivíduos (Fig. 5.2B). Dez por cento dos valores dos coeficientes de correlação foram maiores ou iguais a 0.5, sendo que 0.51 foi o valor encontrado na população P2 (quando todos os indivíduos foram considerados). Foi observado, também, um grande número de correlações positivas, embora baixas, entre o tamanho das plantas focais e o tamanho dos vizinhos mais próximos (média = 0.249, dp = 0.108, variação de 0.040 a 0.540). Destas, apenas três foram maiores que 0.50 (o valor correspondente para a população P2 foi de 0.52).

Os valores de r (para soma de tamanhos x distância e tamanho x tamanho) na simulação foram inversamente correlacionados ao número de indivíduos da população (respectivamente: $r = -0.619$, $P < 0.001$ e $r = -0.530$, $P < 0.001$, $n = 100$, Fig. 5.2C, D). Nota-se uma grande discrepância em relação aos valores da população P2, real e simulada (todos tomados nos quadrados amostrais, entre 4 e 21m), principalmente quanto à correlação tamanho x distância (Fig. 5.2C, D).

A análise dos dados fornecidos para diferentes populações de *Espeletia spp.* (Smith 1981) indica correlações tamanho x distância também inversamente correlacionadas às densidades locais dessas plantas¹⁵ ($r = -0.585$, $n = 8$, para *E. schultzii*, *E. floccosa*, *E. lutescens* e *E. humbertii* juntas e $r = -0.171$, $n = 5$, para parcelas monoespecíficas de *E. schultzii*).

Discussão

A Dispersão a Curta Distância e os Limites da População

Os padrões espaciais gerados pelo programa SEMENTES são extremamente simples, não levando em consideração diversos fatores que certamente atuam no campo. Entre estes podemos citar diferenças nutricionais ou na disponibilidade de água, sombreamento, ventos, enxurradas e declividade do terreno. Isoladamente ou em conjunto, estes fatores poderiam afetar o padrão espacial dos jovens após a dispersão das sementes. Nas simulações não foi considerada também a existência de um banco de sementes, que provavelmente iria reduzir a correspondência entre a distribuição dos jovens e adultos parentais. Segundo Symonides (1987), em populações de plantas anuais sem banco de sementes, a abundância local das plantas seria determinada, em grande parte, pelo número e distribuição das sementes na geração anterior. Nas simulações, a dispersão a curta distância faz com que a distribuição dos jovens corresponda, grosseiramente, à distribuição dos adultos parentais. Em consequência disso, os limites da população simulada, alteram-se lentamente numa sequência temporal. Esta restrição na ocupação de novos espaços pode dar a impressão de que as plantas reais requerem solos com características específicas.

Reconstituição da História da População P2

As simulações realizadas indicam que nossa hipótese sobre um provável incêndio queimando parcialmente a população P2, é bastante plausível. Todos os padrões gerados por simulação, bem como suas variações, são semelhantes aos encontrados no campo (Figs. 1.7, 5.1 e 1.8, Tabelas 1.3, 2.4, 5.1 e 5.2). Isso reforça a idéia de que o programa SEMENTES está conseguindo “captar” os principais eventos que caracterizam

¹⁵ Nessas análises foram retirados os dados referentes a 2 populações de *E. humbertii* em meio a floresta e das populações de *E. schultzii* e *E. floccosa*, que apresentavam correlações negativas entre tamanhos e distâncias.

e determinam a formação dos padrões espaciais em *P. polyanthus*. As simulações indicam também outra alternativa para explicar a grande concentração de indivíduos de pequeno porte, compreendidos no quadrado amostral entre 0 e 4m (capítulo 2). Como a floração (real e simulada) é um evento estocástico, há a possibilidade, embora extremamente remota, da coincidência da floração natural de vários indivíduos situados entre 0 e 4m. Nesse caso, seria desnecessário imaginar um primeiro incêndio que teria queimado parcialmente a população P2.

Os Padrões Espaciais de *P. polyanthus* Evidenciam Competição Intraespecífica?

Os solos dos campos rupestres da Serra do Cipó são arenosos, compactos e extremamente oligotróficos (Giulietti *et al.* 1987, Rizzini 1977), condições que deveriam favorecer a competição por água e/ou nutrientes. A mortalidade mais acentuada de pares de indivíduos muito próximos, a mudança no padrão espacial de agregado para aleatório e a correlação positiva entre tamanho e distância dos indivíduos são evidências de competição intraespecífica, regulando o tamanho das populações de *P. polyanthus*.

Na simulação do padrão espacial da população P2 não foi considerada competição entre os indivíduos, mas somente a mortalidade mais acentuada de jovens (altura < 3cm), independentemente de suas vizinhanças (veja capítulos 3 e 4). Isto resultou em uma mortalidade mais acentuada de indivíduos entre 0 e 20cm, na sua maioria os de pequeno porte. Ao mesmo tempo, a mortalidade diferenciada entre classes de tamanho, juntamente com a mortalidade aleatória, alterou o padrão espacial dos indivíduos durante seu desenvolvimento, reduzindo o grau de agregação em direção a um padrão aleatório (Tabela 5.1). Esses resultados indicam que padrões semelhantes, que aparentemente resultariam de competição (Fig. 1.8A, Tabela 1.3), podem se originar por outros processos.

A correlação positiva, verificada na população P2, entre a soma das alturas de *P. polyanthus* e a distância do vizinho coespecífico mais próximo, sugere uma diminuição da interferência entre plantas com o aumento da distância. No entanto, a grande frequência de correlações positivas entre tamanho e distância de plantas obtidas na simulação, sem que houvesse qualquer tipo de interferência entre indivíduos, indica que padrões semelhantes também deveriam ser interpretados com cautela (Figueira *et al.* 1996). A distribuição de frequências dos valores dos coeficientes de correlação

soma dos tamanhos x distância, indica ser em torno de 18%, a chance de encontrar um valor similar no campo (Fig. 5.2B), caso as condições fossem as mesmas da simulação. No entanto, simulações diferentes geram resultados diferentes: numa outra, não mencionada neste trabalho, a frequência de correlações ≥ 0.50 foi de 46%. Portanto, para evidenciar competição no campo, talvez o melhor caminho seja através de experimentos, como os descritos em Ehleringer (1984).

Essas simulações confirmam a hipótese inicial de que padrões que sugerem competição devem resultar, pelo menos em parte, da dispersão local das sementes, seguida do crescimento e mortalidade aleatória dos indivíduos (neste caso, os tamanhos das plantas focais e de seus vizinhos mais próximos deveriam ser também correlacionados, como ocorre na simulação). Padrões similares a estes são também descritos para *Pinus palustris*: as plantas maiores tendiam a ter vizinhos maiores e progressivamente mais espaçados (veja a Tabela 3 em Platt *et al.* 1988). Os autores os atribuem ao crescimento acompanhado da mortalidade de plantas ao longo do tempo (não são feitas referências quanto aos prováveis fatores de mortalidade).

As simulações também indicam que as correlações tamanho x distância e tamanho x tamanho deveriam diminuir com o aumento da densidade, uma vez que aumenta a probabilidade de que cada indivíduo tenha vizinhos originários de outras coortes. Este resultado é consistente com os verificados em Smith (1981), nas diferentes parcelas de *Espeletia*. Outros três fatores, atuando isoladamente ou em conjunto, poderiam mascarar ainda mais essas correlações: a) maiores distâncias de dispersão, b) maior mortalidade de sementes e plântulas e c) diferenças na fertilidade e/o conteúdo de água do solo. Todos estes fatores aumentariam a variância nos tamanhos e distâncias dos vizinhos. A semelhança observada entre distribuições de frequências das distâncias de cada planta ao seu vizinho mais próximo (Fig. 1.8A, B), sugere que as curvas de dispersão simuladas foram semelhantes às observadas na população P2. Nesse caso, a simulação parece indicar que as maiores diferenças entre as correlações seriam atribuídas principalmente a variações no desenvolvimento e mortalidade de plântulas no campo, em comparação com as que ocorrem na simulação.

A discrepância observada entre os coeficientes de correlação, simulados e observados na população P2 (Fig. 5.2C, D), provavelmente não são indícios de fatores desconsiderados na simulação. Observa-se, tanto uma diferença notável entre simulações, quanto uma grande semelhança entre valores simulados e observados.

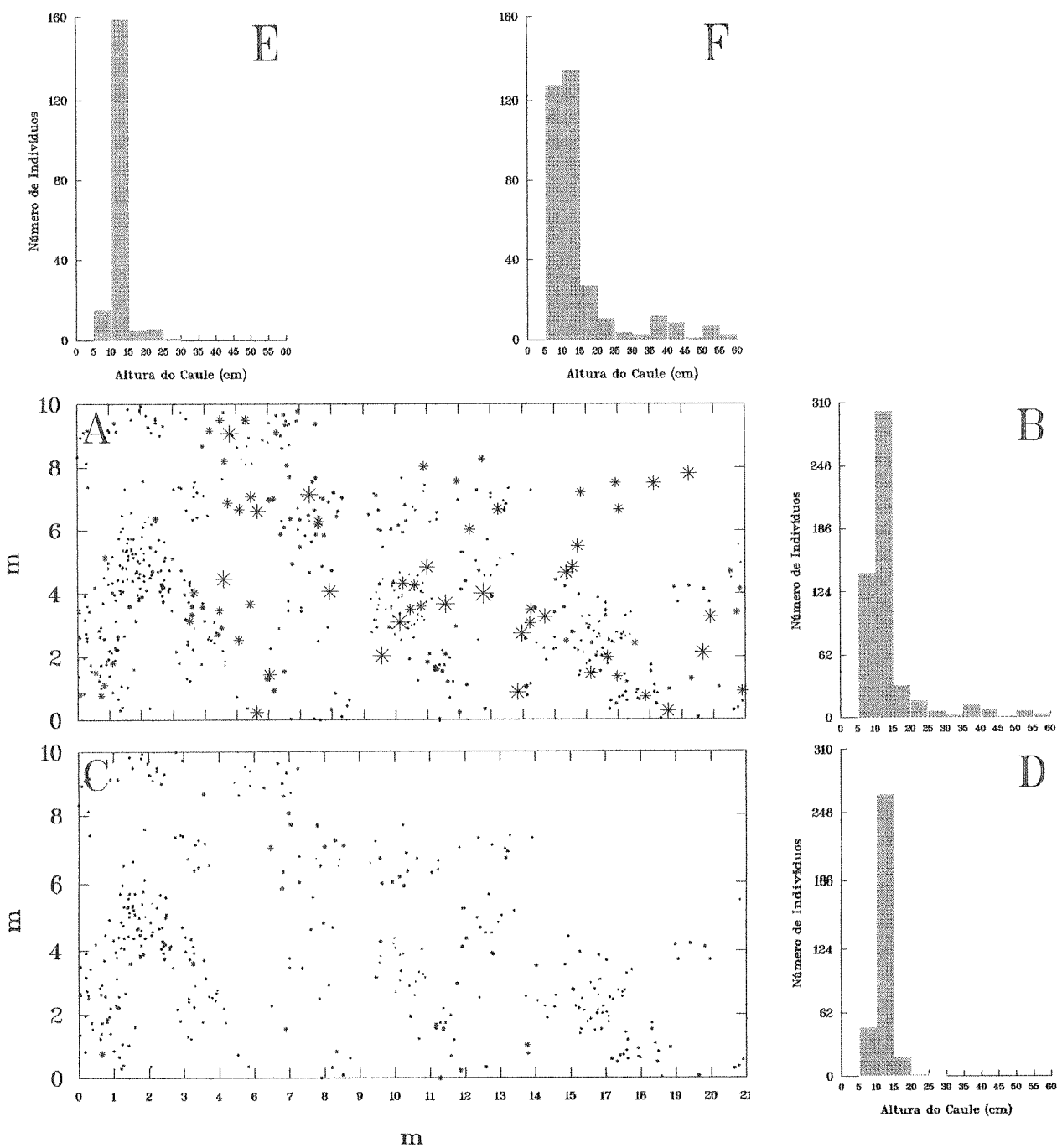


Figura 5.1 A) Padrão espacial e B) estrutura da população simulada, antes da ocorrência do fogo (= 42ª iteração); C) Padrão espacial e D) estrutura da população simulada, após a mortalidade em massa dos indivíduos que tiveram floração induzida por fogo (= 43ª iteração). Símbolos verdes representam indivíduos que não floresceram e os pretos os que floresceram após o fogo; símbolos vermelhos indicam floração natural e os azuis, indivíduos que morreram sem florescer, alguns provavelmente antes do fogo. Estrutura da população na área compreendida entre 0 e 4 m (E) e entre 4 e 21m (F).

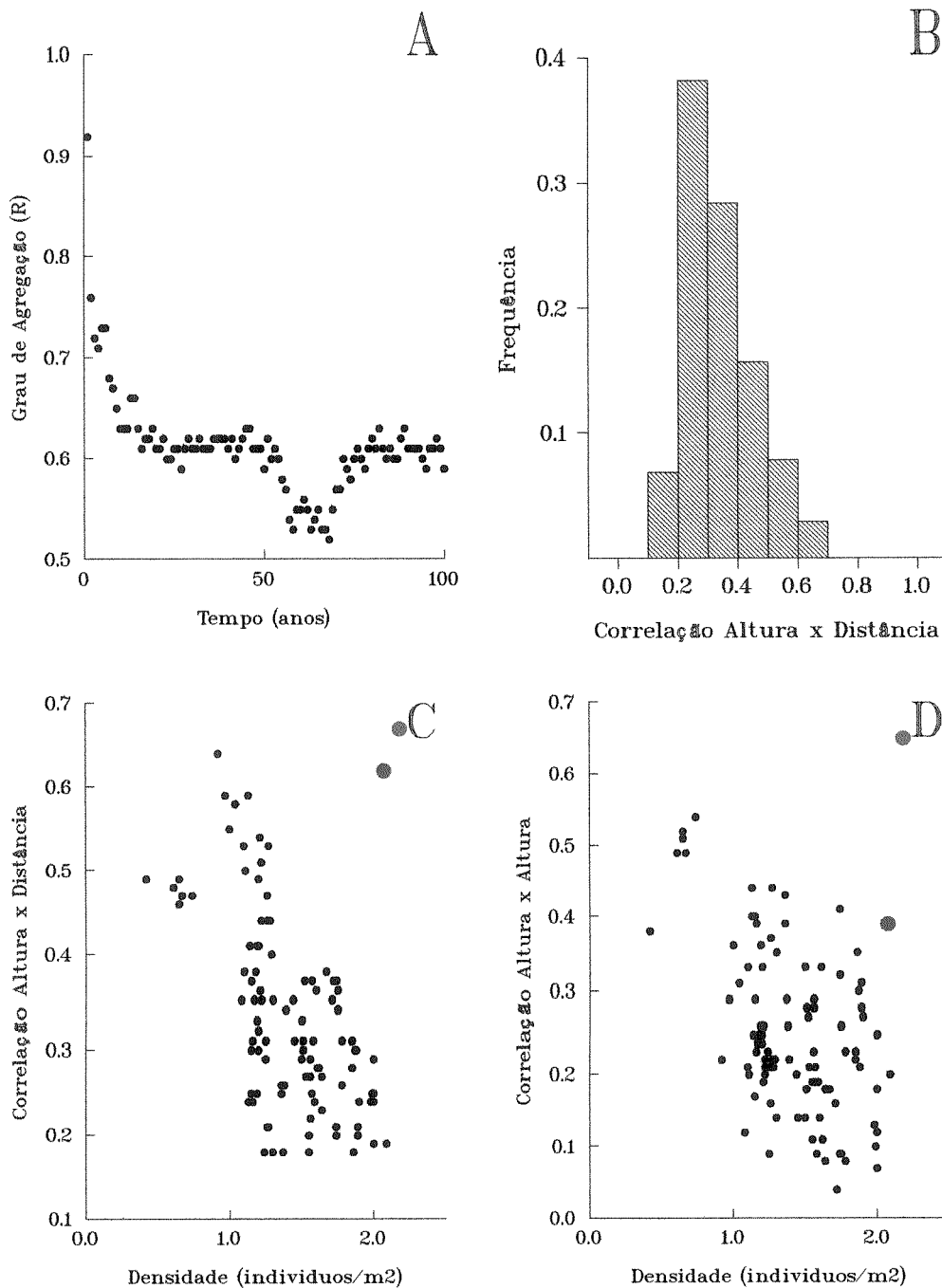


Figura 5.2 A) Variação do grau de agregação durante uma simulação com 100 iterações, sem a ocorrência de fogo; B) Distribuição de frequências dos coeficientes de correlação soma dos tamanhos x distância; C) Relação entre os coeficientes de correlação soma dos tamanho x distância e densidade e D) tamanho x tamanho e densidade. Os círculos vermelhos correspondem aos valores observados na população P2 (Tabela 1.3); os azuis, aos valores obtidos por simulação do padrão espacial da população P2 (Tabela 5.1).

Considerações Finais

Neste estudo, foram obtidos conhecimentos básicos sobre a biologia e alguns dos fatores que governam a dinâmica de populações de *P. polyanthus*. Ele foi grandemente facilitado pela aparente simplicidade do sistema pesquisado: *P. polyanthus* tem arquitetura simples, com a qual os parâmetros demográficos podem ser bem correlacionados, as populações ocorrem em meio a campos monoespecíficos de gramíneas, sobre solos relativamente homogêneos, o efeito do fogo pôde ser modelado através de um único parâmetro demográfico, etc. Em função disso, evidenciaram-se padrões bem definidos que puderam ser prontamente interpretados e comparados entre populações.

No entanto, questões de grande relevância permanecem sem ser respondidas. Faltam informações sobre incêndios naturais, o sistema reprodutivo da planta, fluxo gênico em populações queimadas e não queimadas (caso *P. polyanthus* tenha reprodução sexuada), viabilidade e destino das sementes no solo, variabilidade espacial e temporal na disponibilidade de recursos, interferência entre indivíduos, interações com gramíneas, destino de populações com diferentes histórias de fogo, dados da biologia de *P. robustus*, dentre outras. Além disso, seria importante obter melhores estimativas de alguns parâmetros populacionais, como as probabilidades de floração natural e sobrevivência.

Apesar das limitações das simulações com o programa SEMENTES, em parte resultantes do pouco conhecimento da biologia de *P. polyanthus*, os resultados obtidos foram bastante sugestivos: o “ambiente controlado” do modelo serve como uma referência contra a qual os dados de campo podem ser diretamente confrontados. Isso permite testar hipóteses específicas, detectar fatores que não haviam sido considerados e até mesmo fazer previsões, que logicamente precisarão ser continuamente confrontadas com dados de campo.

Medidas práticas visando minimizar o impacto da exploração humana sobre as “sempre-vivas” dos campos rupestres da Serra do Espinhaço (MG) e Chapada Diamantina (BA), são urgentes, em vista da diminuição e mesmo do desaparecimento local de várias espécies. No entanto, falta o conhecimento científico básico que possa orientar tanto o cultivo de espécies (Giulietti *et al.* 1988, Toledo 1997), quanto as estratégias de manejo de populações no campo (Albino B. Gomes, com. pess.).

Além do aspecto teórico, com este estudo espera-se dar uma contribuição que possa guiar futuros programas de manejo e conservação de plantas como *P. polyanthus*. No entanto, são tantas as lacunas no conhecimento da biologia dessa e de outras espécies de sempre-vivas, que torna-se evidente a necessidade de experimentos de campo e laboratório e o estudo e monitoramento, a longo prazo, de populações no campo, o que pressupõe o trabalho em conjunto de pesquisadores integrando diferentes áreas do conhecimento.

Bibliografia

- Aikman D.P. & A.R. Watkinson 1980. A model for growth and self-thinning in even-aged monocultures of plants. *Annals of Botany* 45: 419-427.
- Attayde J.L. & F.A.S. Fernandez. Non-linear dynamics and deterministic chaos in ecology. *Ciência e Cultura*, no prelo.
- Augspurger C.K. 1985. Demography and life history variation of *Puya dasylirioides*, a long-lived rosette in tropical subalpine bogs. *Oikos* 45: 341-352.
- Barbour M.G. 1969. Age and space distribution of the desert shrub *Larrea divaricata*. *Ecology* 50: 679-685.
- Begon M., M. Mortimer & D.J. Thompson 1996. *Population Ecology - A Unified Study of Animals and Plants*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Bonan G.B. 1988. The size structure of theoretical plant populations: spatial patterns and neighborhood effects. *Ecology* 69: 1721-1730.
- Bradstock R.A., M. Bedward, J. Scott & D.A. Keith 1996. Simulation of the effect of spatial and temporal variation in fire regimes on the population viability of a *Banksia* species. *Conservation Biology* 10: 776-784.
- Buzing R.T. 1991. A spatial model of forest dynamics. *Vegetatio* 92: 167-179.
- Busing R.T. 1995. Disturbance and the population dynamics of *Liriodendron tulipifera*: simulations with a spatial model of forest succession. *Journal of Ecology* 83: 45-53.
- Carvalho A.M., M.S. Abreu, A.C. Carvalho, A.C. Filho, L.C.L. Cherchiglia & J.H. Diniz 1997. Tecnologias para análise e melhoria do desempenho de instalações de transmissão frente a descargas atmosféricas. IV International Seminar on Lightning Protection. São Paulo, Brasil.
- Carvalho C.G.S. & M.C. Ribeiro 1994. Efeito do armazenamento e de reguladores de crescimento na germinação de *Paepalanthus speciosus*, Eriocaulaceae. *Revista Brasileira de Botânica* 17: 61-65.
- Castellani T.T., K.Z. Scherer & G.S. Paula 1995. Dinâmica populacional de *Paepalanthus polyanthus* Kunth (Eriocaulaceae) em baixada úmida de dunas: 5 anos de acompanhamento. Resumos do III Congresso LatinoAmericano de Ecologia. Merida, Venezuela.
- Cavalier J., J.L. Machado, D. Valencia, J. Montoya, A. Laignelet, A. Hurtado, A. Varela & C. Mejia 1992. Leaf demography and growth rates of *Espeletia barclayana* Cuatrec. (Compositae), a caulescent rosette in a Colombian Paramo. *Biotropica* 24: 52-63.

- Christensen N.L. 1985. Shrubland Fire Regimes and their Evolutionary Consequences. Pp. 85-100 In Pickett S.T.A. & P.S. White (eds.) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press, San Diego.
- Cirne P. & F.R. Scarano 1996. Rebrotamento após o fogo de *Andira legalis* (Leguminosae) em resting fluminense. Pp. 128-136 In H.S. Miranda, C.H. Saito & B.F. Dias (eds.). *Impactos de Queimadas em Áreas de Cerrado e Restinga*. Departamento de Ecologia e Universidade de Brasília, Brasília.
- Clark P.J. & F.C. Evans 1954. Distance to the nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* 35: 445-453.
- Cohen D. 1967. Optimizing reproduction in a randomly varying environment when a correlation may exist between the conditions at the time a choice has to be made and the subsequent outcome. *Journal of Theoretical Biology* 16: 1-14.
- Collins N.M. 1981. Populations, age structure and survivorship of colonies of *Macrotermes bellicosus* (Isoptera: Macrotermitinae). *Journal of Animal Ecology* 50: 293-311.
- Conley W. 1980. Population Modeling. Pp. 305-320 In Schmidt J.L. & D.L. Gilbert (eds). *Big Game of North America. Ecology and Management*. Stackpole Books, Harrisburg.
- Cooke D., A.H. Craven & G.M. Clarke 1982. *Basic Statistical Computing*. Edward Arnold, London.
- Crawley M.J. 1997. Sex. Pp. 156-213 in Crawley M.J. (ed.) *Plant Ecology*, Blackwell Science, Oxford.
- Crisp M.D. & R.T. Lange 1976. Age structure distribution and survival under grazing of the arid zone shrub *Acacia burkittii*. *Oikos* 27: 86-92.
- Daubenmire R. 1968. Ecology of fire in grasslands. *Advances in Ecological Research* 5: 209-66.
- Despain D.G. 1983. Nonpirogenous climax lodgepole pine communities in Yellowstone National Park. *Ecology* 64: 231-234.
- Ehleringer J.R. 1984. Intraspecific competitive effects on water relations, growth, and reproduction in *Encelia farinosa*. *Oecologia* 63: 153-158.
- Figueira J.E.C. 1989. Interação entre *Paepalanthus bromelioides* Silv. (Eriocaulaceae), aranhas e térmitas. Tese de Mestrado, Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas. Campinas, São Paulo.
- Figueira J.E.C. 1997. Análise do Padrão Espacial de uma População de *Paepalanthus polyanthus*, antes e após a floração em massa induzida por fogo. Relatório Técnico, Processo CBS 1249/95. Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG).

- Figueira J.E.C., L.C. Bede & F.M. Santos 1996. Can intraspecific competition in plants be inferred by size x distance relationship? Resumos da Conference on Environmetrics in Brazil. Instituto de Matemática e Estatística da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Figueira J.E.C., L.C. Bedê, L.M. Carvalho, A.M. Araujo, & G.W. Fernandes 1993. Estudo da Dinâmica de Populações de *Paepalanthus polyanthus* (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, MG. Relatório Técnico, Processo CBS 1356/90. Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (FAPEMIG).
- Fowler N. 1986. The role of competition in plant communities in arid and semiarid regions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 89-110.
- Gilbert N. 1989. *Biometrical Interpretation: Making Sense of Statistics in Biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Giulietti N. A.M. Giulietti, J.R. Pirani & N.L. Menezes (1988). Estudos em Sempre-Vivas: importância econômica do extrativismo em Minas Gerais, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 1: 179-193.
- Giulietti A.M., N.L. Menezes, J.R. Pirani, M. Meguro, & M.G.L. Wanderley 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização geral e lista de espécies. *Boletim Botânico* 9: 1-151.
- Givnish T.J., R.W. McDiarmid & W.R. Buck, 1986, Fire adaptation in *Neblinaria celiae* (Theaceae), a high-elevation rosette shrub endemic to a wet equatorial tepui. *Oecologia* 70: 481-485.
- Green D.G. 1989. Simulated effects on fire, dispersal and spatial pattern on competition within forest mosaics. *Vegetatio* 82: 139-153.
- Groenendaal van J.M. 1985. Differences in life histories between two ecotypes of *Plantago lanceolata* L. Pp. 51-67 In J. White (ed.) *Studies on Plant Demography: A Festschrift for John Harper*. Academic Press, London.
- Groenendaal van J.M. Van, H. Kroon, & H. Caswell 1988. Projection matrices in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 3: 264-269.
- Gross K.L. 1981. Predictions of fate from rosette size in four "biennial" plant species: *Verbascum thapsus*, *Oenothera biennis*, *Daucus carota*, and *Tragopogon dubius*. *Oecologia* 48: 209-213.
- Harcombe P.A. 1987. Tree life tables. *Bioscience*, 37: 557-568.
- Harper J.L. 1977. *The Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Hartshorn G.S. 1975. A Matrix Model of Plant Population Dynamics. In F.B. Golley and E. Medina (eds.) *Tropical Ecological Systems*. Trends in terrestrial and aquatic research. Springer-Verlag, New York.

- Hedberg O. 1986. Origins of the Afroalpine Flora. Pp. 443-468 *In* Vuilleumier F. & M. Monaterio (eds.) *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, New York.
- Hedberg I. & O. Hedberg 1979. Tropical alpine life forms of vascular plants. *Oikos* 33: 297-307.
- Hochberg M.E., J.C. Menaut & J. Gignoux 1994. The influences of tree biology and fire in the spatial structure of the West African Savannah. *Journal of Ecology* 82: 217-226.
- Hopkins B. 1954. A new method of determining the type of distribution of plant individuals. *Annals of Botany* 18: 213-227.
- Howe H.F. 1994. Managing species diversity in tallgrass prairie: assumptions and implications. *Conservation Biology* 8: 691-704.
- Howe H.F. & L.C. Westley 1997. Ecology of Pollination and Seed Dispersal. Pp. 262-283 *In* M.J. Crawley (ed.) *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Huff M.H. 1995. Forest age structure and development following wildfires in the western Olympic mountains, Washington. *Ecological Applications* 5: 471-483.
- Hughes T.P. 1984. Population dynamics based on individual size rather than age: a general model with a reef coral example. *American Naturalist* 123: 778-795.
- Husband B.C. & S.C.H. Barrett 1996. A metapopulation perspective in plant population biology. *Journal of Ecology* 84: 461-469.
- Huston M.A. & D.L. DeAngelis 1987. Size bimodality in monospecific populations: a critical review of potential mechanisms. *American Naturalist* 129: 678-707.
- Huston M.A. & D. DeAngelis & W. Post 1988. New computer models unify ecological theory. *Bioscience* 38: 682-691.
- Huston M. & T. Smith 1987. Plant succession: life history and competition. *American Naturalist* 130: 168-198.
- Huthings M.J. 1997. The Structure of Plant Populations. Pp. 325-358 *In* M.J. Crawley (ed.) *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Jeltsch, F., S.J. Milton, W.R.J. Dean & N. Van Rooyen 1996. Tree spacing and coexistence in semiarid savannas. *Journal of Ecology* 84: 583-595.
- Jeltsch, F., S.J. Milton, W.R.J. Dean & N. Van Rooyen 1997. Analysing shrub encroachment in the southern Kalahari: a grid-based modelling approach. *Journal of Applied Ecology* 34: 1497-1508.
- Kachi N. & T. Hirose 1985. Population dynamics of *Oenothera glazioviana* in a sand-dune system with special reference to the adaptive significance of size-dependent reproduction. *Journal of Ecology* 73: 887-901.

- Kaufmann K.W. 1981. Fitting and using growth curves. *Oecologia* 49: 293-299.
- King T.J. & R.J. Woodell 1973. The causes of regular pattern in desert perennials. *Journal of Ecology* 61: 761-765.
- Kingsolver R.W. 1986. Vegetative reproduction as a stabilizing feature of the population dynamics of *Yucca glauca*. *Oecologia* 69: 380-387.
- Knight R.R. & L.L. Eberhardt 1985. Population dynamics of Yellowstone Grizzly Bears. *Ecology* 66: 323-334.
- Krebs C.J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper & Row, New York.
- Law R. 1983. A model for the dynamics of a plant population containing individuals classified by age and size. *Ecology* 64: 224-230.
- Lefkovich L.P. 1965. The study of population growth in organisms grouped by stages. *Biometrics* 21: 1-18.
- Lepš J. & P. Kindlmann 1987. Models of the development of spatial pattern of an even-aged plant population over time. *Ecological Modeling*. 39: 45-57.
- Leslie P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* 33: 183-212.
- Mabberley D.J. 1986. Adaptive syndromes of the Afroalpine species of *Dendroscenecio*. Pp. 81-102 In Vuilleumier F. & M. Monasterio (eds.) *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford.
- Mack R.N. & J.L. Harper 1977. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighbourhood effects. *Journal of Ecology* 65: 345-363.
- Magalhães G.M. 1966. Sobre os cerrados de Minas Gerais. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 38 (Supl.): 59-70.
- May R.M. 1981. Models for Single Populations. In R.M. May (ed.) *Theoretical Ecology Principles and Applications*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- May R.M. 1992. The chaotic rhythms of life. Pp. 82-95 In N. Hall (ed.) *The Newscientist Guide to Chaos*. Penguin Books Ltd., London.
- Menges E.S. 1992. Stochastic modeling of extinction in plant populations. Pp. 253-276 In P.L. Fiedler & S.K. Jain (eds.) *Conservation Biology - The Theory and Practice of Nature Conservation Preservation and Management*. Chapman & Hall, New York.
- Miranda M.I. & C.A. Klink 1996. Influência do fogo na alocação de biomassa de *Echinolaena inflexa* em duas áreas de campo sujo e cerrado. Pp. 37-45 In H.S. Miranda, C.H. Saito & B.F. Dias (eds.). *Impactos de Queimadas em Áreas de Cerrado e Restinga*. Departamento de Ecologia e Universidade de Brasília, Brasília.

- Miranda H.S., E.P. Rocha & A.C. Miranda 1996. Comportamento do fogo em queimadas de campo sujo. Pp. 1-10 *In* H.S. Miranda, C.H. Saito & B.F. Dias (eds.). *Impactos de Queimadas em Áreas de Cerrado e Restinga*. Departamento de Ecologia e Universidade de Brasília, Brasília.
- Mithen R., J.L. Harper & J. Weiner 1984. Growth and mortality of individual plants as a function of 'available area'. *Oecologia* 62: 57-60.
- Moldenke H.N. & L.B. Smith 1976. *Flora Ilustrada Catarinense: Eriocauláceas*. P. Raulino Reitz (ed.). CNPq, FATMA, IBDF, HBR, Itajaí, Santa Catarina.
- Moreira A.G. 1996. Proteção contra fogo e seus efeitos na distribuição e composição de espécies de cinco fisionomias de cerrado. Pp. 112-121 *In* H.S. Miranda, C.H. Saito & B.F. Dias (eds.). *Impactos de Queimadas em Áreas de Cerrado e Restinga*. Departamento de Ecologia e Universidade de Brasília, Brasília.
- Myanishi K. & M. Kellman 1986. The role of fire in recruitment of two neotropical savanna shrubs, *Miconia albicans* and *Clidemia sericea*. *Biotropica* 18: 224-230.
- Olmsted I. & E.R. Alvarez-Buylla 1995. Sustainable harvesting of tropical trees: demography and matrix models of two palm species in Mexico. *Ecological Applications* 5: 484-500.
- Palmer T. 1992. The weather eye on unpredictability. Pp. 69-81 *In* N. Hall (ed.) *The Newscientist Guide to Chaos*. Penguin Books Ltd., London.
- Parker K.C., A.J. Parker, R.M. Beaty, M.M. Fuller & T.D. Faust 1997. Population structure and spatial pattern of two coastal populations of Ocala sand pine (*Pinus clausa* (Chapm. ex Engelm.) Vasey ex Sarg. var. *clausa* D.B. Ward). *Journal of the Torrey Botanical Society* 124: 22-33.
- Pastor J. & W.M. Post 1988. Response of northern to CO₂ - induced climate change: dependence on soil water and nitrogen availabilities. *Nature* 334: 55-58.
- Pennycuik C.J., R.M. Compton & L. Beckingham 1968. A computer model for simulating the growth of a population, or of two interacting populations. *Journal of Theoretical Biology* 18: 316-329.
- Perry J.N. & J.L. Gonzalez-Andujar 1993. Dispersal in a metapopulation neighbourhood model of an annual plant with a seedbank. *Journal of Ecology* 81: 453-463.
- Pielou E.C. 1962. The use of plant-to-neighbour distances for the detection of competition. *Journal of Ecology* 50: 357-367.
- Platt W.J., G.W. Evans & S.L. Rathbun 1988. The population dynamics of a long-lived conifer (*Pinus palustris*). *American Naturalist* 131: 491-525.
- Prado P.I.K.L., L.C. Bedê & M.L. Faria 1993. Asymmetric competition in a natural population of antlion larvae. *Oikos* 68: 525-530.

- Prentice I.C. & M.J.A. Werger 1985. Clump spacing in a desert dwarf shrub community. *Vegetatio* 63: 133-139.
- Price O. & D.M.J.S. Bowman 1994. Fire-stick forestry: a matrix model in support of skilful fire management of *Callitris intratropica* R.T. Baker by north australian aborigines. *Journal of Biogeography* 21: 573-580.
- Ramos-Neto M.B. & C. Pinheiro Machado 1996. O Capim-flexa (*Tristachya leiostachya* Ness.) e sua importância na dinâmica do fogo no Parque Nacional das Emas. Pp. 68-75 In H.S. Miranda, C.H. Saito & B.F. Dias (eds.). *Impactos de Queimadas em Áreas de Cerrado e Restinga*. Departamento de Ecologia e Universidade de Brasília, Brasília.
- Ribeiro K.T. 1997. Padrões de Abundância de *Coccoloba cereifera* (Polygonaceae). Tese de Mestrado. Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais.
- Richards A.J. 1986. *Plant Breeding Systems*. Unwin Hyman, Boston.
- Ricklefs R.E. 1990. *Ecology*. W. H. Freeman and Company, New York.
- Rodrigues F.H.G. 1996. Influência do fogo e da seca na disponibilidade de alimento para herbívoros do cerrado. Pp. 76-83 In H.S. Miranda, C.H. Saito & B.F. Dias (eds.). *Impactos de Queimadas em Áreas de Cerrado e Restinga*. Departamento de Ecologia e Universidade de Brasília, Brasília.
- Rogers G.F. 1985. Mortality of burned *Cereus giganteus*. *Ecology* 66: 630-632.
- Rizzini C.T. 1977. *Tratado de Fitogeografia do Brasil*. Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Sano P.T. 1996. Fenologia de *Paepalanthus hilairei* Koern., *P. polyanthus* (Bong.) Kunth e *P. robustus* Silveira: *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* Koern. - Eriocaulaceae. *Acta Botanica Brasilica* 10: 317-328.
- Sano P.T. & A.M. Giulietti 1997. Sinonimização de *Paepalanthus spirifer* Silveira em *P. polyanthus* (Bong.) Kunth (*Paepalanthus* Sect. *Actinocephalus* Koern. - Eriocaulaceae). *Boletim Botânico* 16: 111-113.
- Sato K. & Y. Iwasa 1993. Modeling of wave regeneration in subalpine *Abies* forests: population dynamics with spatial structure. *Ecology* 74: 1538-1550.
- Sato M.N. & H.S. Miranda 1996. Mortalidade de plantas lenhosas do cerrado *sensu stricto* submetidas a diferentes regimes de queima. Pp. 102-111 In H.S. Miranda, C.H. Saito & B.F. Dias (eds.). *Impactos de Queimadas em Áreas de Cerrado e Restinga*. Departamento de Ecologia e Universidade de Brasília, Brasília.
- Silander J.A. & S.W. Pacala 1985. Neighborhood predictors of plant performance. *Oecologia* 66: 256-263.

- Silva F.J., J. Raventos, H. Caswell & M.C. Trevisan 1991. Population responses to fire in a tropical savanna grass, *Andropogon semiberbis*: a matrix model approach. *Journal of Ecology* 79: 345-356.
- Silva G.T., M.N. Sato & H.S. Miranda 1996. Mortalidade de plantas lenhosas em um campo sujo de cerrado submetido a queimadas prescritas. Pp. 93-101 In H.S. Miranda, C.H. Saito & B.F. Dias (eds.). *Impactos de Queimadas em Áreas de Cerrado e Restinga*. Departamento de Ecologia e Universidade de Brasília, Brasília.
- Silvertown J. 1996. Are sub-alpine firs evolving towards semelparity? *Evolutionary Ecology* 10: 77-80.
- Smith A.P. 1979. Function of dead leaves in *Espeletia schultzii* (Compositae), an Andean caulescent rosette species. *Biotropica* 11: 43-47.
- Smith A.P. 1981. Growth and population dynamics of *Espeletia* (Compositae) in the Venezuelan Andes. *Smithsonian Contributions to Botany* 48: 1-45.
- Smith A.P. 1984. Postdispersal parent-offspring conflict in plants: antecedent and hypothesis from the Andes. *The American Naturalist* 123: 354-370.
- Stearns S.C. 1993. *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Symonides E. 1987. Population Dynamics of Annual Plants. In A.J. Davy, M.J. Hutchings & A.R. Watkinson (eds.) *Plant Population Ecology*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Thompson B.A., I. Vertinsky & J. R. Krebs 1974. The survival value of flocking in birds: a simulation model. *Journal of Animal Ecology* 43: 785-820.
- Thorsten W. S.J. Milton & C. Wissel 1995. A simulation model for a shrub ecosystem in the semiarid Karoo, South Africa. *Ecology* 76: 2205-2221.
- Thrall P.H., S.W. Pacala & J.A. Silander Jr. 1989. Oscillatory dynamics in populations of an annual weed species *Abutilon theophrasti*. *Journal of Ecology* 77: 1135-1149.
- Toledo L.R. 1977. Sempre-viva. *Globo Rural* : 58-61.
- Tongeren O.V. & C. Prentice 1986. A spatial model for vegetation dynamics. *Vegetatio* 65: 163-173.
- Tyler C.M. Factors contributing to postfire seedling establishment in chaparral: direct and indirect effects of fire. *Journal of Ecology* 83: 1009-1020.
- Usher M.B. 1969. A matrix model for forest management. *Biometrics* 25: 309-315.
- Vandermeer J. 1981. *Elementary Mathematical Ecology*. John Wiley and Sons, New York.
- Vogl R.J. 1974. Effects of Fire on Grasslands. Pp. 139-194 In Koslowski T.T & C.E. Ahlgreen (eds.) *Fire and Ecosystems*. Academic Press, New York.

- Vokou D. 1992. The allelopathic potential of aromatic shrubs in phryganean (east Mediterranean) ecosystems. Pp. 303-320 *In* Rizvi & Rizvi (eds.) *Allelopathy: Basic and applied aspects*. Chapman & Hall, London.
- Watkinson A.R. 1997. Plant population dynamics. Pp. 359-400 *In* M.J. Crawley (ed.) *Plant Ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Werner P.A. and H. Caswell 1977. Population growth rates and age versus stage-distribution models for teasel (*Dipsacus sylvestris* Huds.). *Ecology* 58: 1103-1111.
- Westoby M. 1982. Frequency distribution of plant size during competitive growth of stands: the operation of distribution-modifying functions. *Annals of Botany* 50: 733-735.
- Wiegand T., S.J. Milton & C. Wissel 1995. A simulation model for a shrub ecosystem in the semiarid Karoo, South Africa. *Ecology* 76: 2205-2221.
- Wilkinson L. 1989. *SYSTAT: The System for Statistics*. Evanston, IL: SYSTAT.
- Yeaton R.I. & M.L. Cody 1976. Competition and spacing in plant communities: the northern Monjave Desert. *Journal of Ecology* 64: 689-696.
- Young T.P. 1984. The comparative demography of semelparous *Lobelia telekii* and iteroparous *Lobelia keniensis* on mount Kenya. *Journal of Ecology* 72: 637-650.
- Young T.P. 1990. Evolution of semelparity in Mount Kenya lobelias. *Evolutionary Ecology* 4: 157-172.
- Young T.P. & K. Augspurger 1991. Ecology and evolution of long-lived semelparous plants. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 285-289.
- Zar J.H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall, New Jersey.